



Naturalis

Repositorio Institucional

<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar>

Universidad Nacional de La Plata

Facultad de Ciencias Naturales y Museo



Biología reproductiva del cardenal común [Paroaria coronata, Thraupidae] en talares del noreste de la provincia de Buenos Aires

Segura, Luciano Noel

Doctor en Ciencias Naturales

Dirección: Reboveda, Juan Carlos

Co-dirección: Arturi, Marcelo

Facultad de Ciencias Naturales y Museo

2011

Acceso en:

<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar/id/20120126001053>



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons
Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional



Naturalis

Repositorio Institucional
FCNyM - UNLP



UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO

**BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DEL CARDENAL COMÚN
(*PAROARIA CORONATA*, THRAUPIDAE) EN TALARES DEL
NORESTE DE LA PROVINCIA DE BUENOS AIRES**

LUCIANO NOEL SEGURA

Director: JUAN CARLOS REBOREDA
Co-director: MARCELO FABIÁN ARTURI

Tesis presentada para optar al título de Doctor en Ciencias Naturales

La Plata, 2011

A mi familia

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quiero agradecer a mi gran familia. A mi compañera de ruta Virgina Lynch, por su gran apoyo para que pudiera llevar adelante las extensas temporadas en el campo, permitirme largas ausencias en mi casa y ayudarme con la búsqueda y monitoreo de los nidos. A mi hija Agostina, que supo disfrutar las tardes al sol caminando entre los Talas y mantenerme el ánimo arriba en todo momento. A mis Padres, Miguel "Chucho" Segura y Raquel Fantino, que sin su confianza y apoyo no habría llegado desde mi querido General Conesa hasta la universidad. A mis hermanos Atilio, Horacio y Natalia, cuñados, sobrinos, tíos, primos y suegros, por ayudarme de muy diversas maneras a desarrollarme como profesional y por hacerme sentir integrante de la mejor familia del mundo.

Agradezco infinitamente a mis directores Juan Carlos y Marcelo, por confiar en mí y facilitarme las herramientas necesarias para crecer en esta difícil profesión, por ayudarme a transformar esta pila de datos en un texto coherente y por incentivarme siempre a ir un poco más allá.

Al propietario de la Estancia La Matilde Luis del Sotto, por permitirme gentilmente recorrer su bosque y proveernos de los elementos imprescindibles para vivir en el campamento. A Emiliano y Javier Torres, por habernos tenido tanta paciencia y ayudarnos incondicionalmente en los momentos difíciles.

A Danielle Castle, Rachel McNutt, Sharon Fee, Kathleen Masterson, Leigh Marshal, Marie Kalamaras, Tobias Mika, Ross Crandall, Amy Nixon y Rachel Buxton, asistentes de campo extranjeros que colaboraron con el trabajo de campo y aportaron fondos para la compra de algunos equipos de campaña. En su arribo todos ellos se sorprendieron del rústico campamento bajo los Talas, pero rápidamente aprendieron a valorarlo y sentirlo como su propia casa. Ellos soportaron el calor del verano, numerosas tormentas de viento y lluvia y la frustración de caminar durante horas sin poder encontrar nidos, pero que aún así se mostraron entusiastas y dejaron lo mejor de ellos en el campo.

A Anahí Formoso, Roberto "Palito" Jensen, Diego Isaldo, Diego Masson, Yamila Obed y Miguel Diferdinando, asistentes de campo de la UNLP y UBA que permanecieron largos periodos en el campo y ayudaron en la búsqueda y monitoreo de los nidos. El apoyo y dedicación de todos ellos fue fundamental para poder tomar datos confiables. Su confianza, generosidad y buena voluntad hizo que la vida en el campamento sea más amena.

A Carlos Darrieu y Guillermo Soave, por guiarme en mis primeros pasos como investigador y facilitarme las primeras herramientas para el trabajo de campo.

A Igor Berkunsky y Cecilia De Marsico, por explicarme pacientemente el uso del programa Mark y guiarme con la interpretación de los resultados. A Martín Quiroga, por compartir su valiosa información sobre Philornis.

A Walter Bini, mi profesor de la escuela secundaria que incentivó mi inicio en esta apasionante aventura y siguió de cerca mis primeros pasos por la universidad.

A mis viejos compañeros de laboratorio, Guillermo Soave, Pablo Grilli y Germán Marateo, por acondicionar esa fabulosa oficina arriba de los rinocerontes del Zoológico de La Plata.

A los "chicos del 40": Bettina, Cecilia, Carolina, Manuela, Romina, Diego, Vanina, Adrián, Cintia, Igor, Sandro y Marisol, por compartir buenos momentos y ayudarme en la interpretación de los resultados.

A mi primo Gabriel y a mi amigo de la infancia Joselo, que desde chicos aprendimos a ver a las aves y a sus nidos como la mejor de las distracciones. También a Elba, Armida y Gonzalito, por compartir conmigo toda su sabiduría.

A Ricardo Banchs, por iniciarme en el estudio de los cardenales y permitirme disfrutar intensos momentos en el impenetrable chaqueño que reafirmaron mi vocación por el trabajo de campo.

A Maximiliano Pérez, María José Bolgeri, Rodrigo Cajade, Carolina Peralta, Esteban Rives y Mariela "Colo" Lauria, por compartir tantos momentos y distraerme cuando el campo y la computadora me secuestraban.

A Beatriz Grizy y Sabrina Jackson, por aguantar cada lunes mis monótonos comentarios sobre el armado de la tesis.

A Matias Baviera, Facundo Di Sallo, Facundo Gandoy y Emiliano Depino, pasantes de la UNLP que ayudaron en el trabajo de campo y compartieron conmigo su pasión por las aves.

Finalmente, a todos los ornitólogos de campo que hacen crecer cada día esta fascinante disciplina.

ÍNDICE

RESUMEN	7
ABSTRACT	9
CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN	11
Introducción	11
Filogenia del grupo	14
El Cardenal Común	16
Antecedentes de la biología reproductiva en los géneros <i>Paroaria</i> y <i>Neothraupis</i>	19
Objetivos generales	20
Objetivos particulares	20
Ordenamiento de la tesis	21
Referencias bibliográficas	22
CAPÍTULO 2: ÁREA DE ESTUDIO Y METODOLOGÍA GENERAL	31
Resumen	31
Área de estudio	31
Búsqueda y monitoreo de nidos	36
Datos del árbol-nido y de su entorno	40
Referencias bibliográficas	41
CAPÍTULO 3: SITIOS DE NIDIFICACIÓN	44
Resumen	44
Introducción	45
Métodos	47
Características del sitio de nidificación	47
Selección del sitio de nidificación y de la especie arbórea	49
Resultados	51
Características del sitio de nidificación	51
Selección del sitio de nidificación y de la especie arbórea	54
Discusión	58
Características del sitio de nidificación	58
Selectividad entre especies arbóreas y entorno	59
Ubicación del nido dentro de la copa	61
Referencias bibliográficas	63
CAPÍTULO 4: BIOLOGÍA REPRODUCTIVA	67
Resumen	67
Introducción	68
Métodos	70
Intentos de nidificación a lo largo de la temporada	70
Tamaño de puesta y morfométricas de nidos y huevos	71
Periodo de construcción del nido e incubación	72
Intentos reproductivos dentro de la temporada	72

Éxito reproductivo	73
Curvas de crecimiento de los pichones y tiempo de permanencia en el nido	74
Masa corporal de los pichones en relación a variables temporales y ambientales	75
Resultados	75
Intentos de nidificación a lo largo de la temporada	75
Tamaño de puesta y morfométricas de nidos y huevos	76
Periodo de construcción del nido e incubación	80
Intentos reproductivos dentro de la temporada	81
Éxito reproductivo	82
Curvas de crecimiento de los pichones y tiempo de permanencia en el nido	84
Masa corporal de los pichones en relación a variables temporales y ambientales	86
Discusión	89
Referencias bibliográficas	94
 CAPÍTULO 5: EFECTOS DE MOSCAS ECTOPARÁSITAS (<i>PHILORNIS SPP.</i>) SOBRE EL CRECIMIENTO Y SUPERVIVENCIA DE LOS PICHONES DE CARDENAL COMÚN	 102
Resumen	102
Introducción	103
Métodos	105
Especie parásita estudiada	105
Obtención de datos	107
Análisis de datos	108
Resultados	110
Frecuencia e intensidad de parasitismo durante la temporada reproductiva	110
Efectos letales y subletales del parasitismo	112
Vegetación en el entorno y ocurrencia de parasitismo	114
Discusión	115
Referencias bibliográficas	118
 CAPÍTULO 6: PARASITISMO DE CRÍA Y DEFENSAS ANTIPARASITARIAS	 122
Resumen	122
Introducción	123
Métodos	127
El Tordo Renegrido	127
Obtención de datos	129
Frecuencia de parasitismo y relación con el sitio de nidificación	130
Experimento 1: Defensa del nido	131
Experimento 2: Reconocimiento y rechazo de huevos parásitos	132
Resultados	136
Frecuencia de parasitismo y relación con el sitio de nidificación	136
Experimento 1: Defensa del nido	138
Experimento 2: Reconocimiento y rechazo de huevos parásitos	140

Discusión	142
Referencias bibliográficas	147
CAPÍTULO 7: SUPERVIVENCIA DE NIDOS	157
Resumen	157
Introducción	158
Métodos	161
Obtención de datos	161
Análisis de los datos	161
Resultados	164
Causas de fracaso de nidos	165
Supervivencia de nidos en los estadios de puesta e incubación	165
Efecto de la depredación sobre la supervivencia de nidos en los estadios de puesta e incubación	168
Supervivencia de nidos en el estadio de pichones	170
Discusión	172
Edad del nido	173
Momento de la temporada	174
Sitio de nidificación	175
Cobertura en el entorno	176
Relación entre la selección del sitio de nidificación y la supervivencia del nido	177
Referencias bibliográficas	178
CAPÍTULO 8: DISCUSIÓN GENERAL Y CONSIDERACIONES FINALES	185
Referencias bibliográficas	190

BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DEL CARDENAL COMÚN (*PAROARIA CORONATA*, THRAUPIDAE) EN TALARES DEL NORESTE DE LA PROVINCIA DE BUENOS AIRES

RESUMEN

En este trabajo se caracterizan los principales parámetros reproductivos de una población de Cardenal Común (*Paroaria coronata*) en los Talaes del noreste de la provincia de Buenos Aires (Estancia La Matilde, Partido de Punta Indio; 35°21'S, 57°11'O) y se analiza cómo las características del bosque afectan la reproducción de estas aves. Durante cinco temporadas reproductivas consecutivas (2005-2010) se monitorearon más de 400 nidos de cardenal en un bosque dominado por árboles de Tala y Coronillo. Los cardenales hicieron un uso selectivo del bosque para nidificar, construyendo sus nidos sólo en especies arbóreas nativas y en sectores del bosque con árboles de mayor tamaño y con abundante cobertura arbórea en el entorno del nido. La temporada reproductiva duró aproximadamente 5 meses, los cardenales realizaron 4-5 intentos reproductivos por temporada, el periodo de construcción del nido fue de 6 días, el tamaño modal de puesta fue de 3 huevos, el periodo de incubación de 12 días y la permanencia de los pichones en el nido de 14 días. El tamaño de puesta disminuyó conforme avanzó la temporada reproductiva. El 95% de los huevos completó el periodo de incubación, el 84% eclosionó y el 81% de los pichones abandonó exitosamente el nido. Los pichones eclosionaron con una masa corporal de 3,6 g y abandonaron el nido con aproximadamente 30 g. En los nidos con 3-4 pichones la masa corporal asintótica al momento de abandonar el nido fue menor que en los nidos con 1-2 pichones. La reducción de nidada fue más frecuente en los nidos con 3-4 pichones que en nidos con 1-2 pichones. El parasitismo de *Philornis seguyi* tuvo un efecto letal (menor supervivencia de pichones) y subletal (menor tasa de crecimiento de los pichones que sobreviven) y fue más frecuente hacia el final de la temporada reproductiva. La frecuencia de parasitismo de cría del Tordo Renegrado (*Molothrus bonariensis*) fue relativamente baja (7%) y disminuyó conforme avanzó la temporada reproductiva. Los cardenales no defendieron activamente el nido frente al parásito de cría, pero rechazaron de manera efectiva y sin costos a los huevos parásitos. La probabilidad de supervivencia de los nidos durante el ciclo reproductivo completo fue de 0,14 (0,35 en

puesta/incubación y 0,39 en etapa de pichones). La tasa de supervivencia diaria (TSD) disminuyó a medida que avanzó la temporada reproductiva y aumentó con la edad del nido (pichones>incubación). Además la TSD fue mayor en nidos localizados sobre parches aislados de bosque y ubicados en sectores con abundante cobertura arbórea en los alrededores. La fragmentación del bosque a pequeña escala, lejos de reducir las probabilidades de éxito de los nidos parece favorecerlos, indicando que el Cardenal Común sería una especie adaptable a las modificaciones ambientales impuestas por el hombre. Sin embargo, la fragmentación y eliminación a mayor escala de los Talaes bonaerenses podría reducir la disponibilidad de los sitios seleccionados por el cardenal para nidificar. La información de esta tesis representa un aporte confiable al conocimiento de la biología reproductiva de una especie de ave típica del Talar y con larga historia de comercialización en Argentina. Estos datos servirán como base para futuros planes de manejo y conservación del Cardenal Común.

Palabras claves: Cardenal Común, *Paroaria coronata*, biología reproductiva, selección de sitios de nidificación, ectoparasitismo, parasitismo de cría, supervivencia de nidos.

REPRODUCTIVE BIOLOGY OF THE RED-CRESTED CARDINAL (*PAROARIA CORONATA*, THRAUPIDAE) IN NATURAL FOREST OF BUENOS AIRES PROVINCE

ABSTRACT

This thesis describes the most important reproductive parameters of a population of the Red-crested Cardinal (*Paroaria coronata*) resident in natural forests of northeastern Buenos Aires Province (Estancia La Matilde, 35°21'S, 57°11'O). It analyzes the main effects of forest structure on reproductive biology. Data from more than 400 cardinal nests was collected over five consecutive breeding seasons (2005-2010) at the Estancia La Matilde. The forest was dominated by native Tala and Coronillo trees. Cardinals were selective in their use of nesting-sites, building their nests only in native tree species and in nesting areas with larger trees and greater tree coverage. The breeding season lasts approximately five months, cardinals made 4-5 breeding attempts per season, nest-building period was 6 days, clutch size was 3 eggs, incubation period was 12 days and the chicks remained in the nest for 14 days.

Clutch size decreased as the breeding season progressed. Ninety-five percentage of eggs completed incubation, 84% of eggs hatched, and 81% of chicks fledged the nest successfully. Chicks' body mass at the time of hatching was 3.6 g and 30 g at fledging; in nests with higher numbers of chicks, fledgling weight was lower than nests with 1-2 chicks. Brood reduction was more frequent in nests with 3-4 chicks than in nests with 1-2 chicks. Botfly (*Philornis seguyi*) parasitism had a lethal (lower chick survival) and sublethal (lower growth rate of chicks that survive) effect on chicks, and was more frequent towards the end of the breeding season. Brood parasitism by Shiny Cowbirds (*Molothrus bonariensis*) was relatively low (7%), and decreased as the breeding season progressed. Cardinals did not actively defend their nest against brood parasitism, but rejected effectively and without associated cost the parasitic eggs. Nest survival during the entire reproductive cycle was 0.14 (0.35 during egg laying / incubation stages and 0.39 during nestling stage). Daily survival rate (DSR) decreased with date of the breeding season and increased with age of the nest (nestlings>incubation). In addition, DSR was higher in nests located in isolated patches of forest and areas with more tree cover. Forest fragmentation on a small scale increased survival, suggesting that the Red-crested Cardinal seems to be sufficiently adaptable to habitat changes. However, forest

fragmentation at a larger scale may reduce the availability of nest-sites selected by cardinals. The data presented in this thesis augment our knowledge of the reproductive biology of this long-traded species living in the natural forests of our country. These data provides basic information for further management and conservation of the Red-crested Cardinal.

Key words: Red-crested Cardinal, *Paroaria coronata*, reproductive biology, nest-site selection, ectoparasitism, brood parasitism, nest survival.

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN

La biología reproductiva estudia los procesos dinámicos por los que nuevos individuos se incorporan a una población (Ricklefs 1990). La reproducción tiene un efecto directo en las tasas de reclutamiento de nuevos individuos a una población, ya que para que una población aumente o mantenga constante su tamaño es necesario que las tasas de producción de nuevos individuos sean mayores o iguales que las tasas de mortalidad. Por lo tanto, las estrategias reproductivas adoptadas por cada especie están relacionadas con su probabilidad de supervivencia (Ricklefs 1977).

El entendimiento de las causas y consecuencias de las variaciones en las estrategias reproductivas ha sido el principal objetivo de los estudios de las historias de vida de las aves (Martin 1987, Roff 1992, Stearns 1992, Martin 1995). Las principales variaciones en las estrategias reproductivas se relacionan con la selección de un área apropiada para nidificar, la elección de una pareja, la inversión energética relacionada a la puesta de huevos y la crianza de los pichones (Jamieson 2007). Estas variaciones aparecen como factores críticos en los ciclos de vida de las aves, brindando información imprescindible sobre la dinámica poblacional (Martin 1995).

Un requisito fundamental para entender la dinámica poblacional es el conocimiento de los principales parámetros reproductivos (Berryman y Kindlman 2008). En las aves, algunos de estos parámetros son la duración del periodo reproductivo, el tamaño de la nidada, el periodo de incubación y cuidado de los pichones, la supervivencia de huevos y pichones, las tasas de crecimiento, las tasas de depredación y las estrategias de defensa contra potenciales depredadores (Roff 1992, Stearns 1992). La información sobre los parámetros reproductivos generales de una población es particularmente importante para la conservación de muchas especies, ya que sólo conociendo estos parámetros es posible estimar y predecir con exactitud el potencial máximo de crecimiento y recuperación en el tiempo de una población (Sutherland 2000, van Dyke 2008).

Newton (1998) identifica los factores que pueden limitar a las poblaciones de aves dentro del hábitat, diferenciando entre los factores externos (sitios de nidificación, depredadores, alimento, competencia, enfermedades, etc.) e internos o demográficos (natalidad, mortalidad, migración, etc.). Un factor ambiental de suma relevancia en la reproducción de las aves es el sitio seleccionado para nidificar (Marzluff y Balda 1992, Martin 1993, Martin y col. 2000, Liebezeit y George 2002, Bradley y Marzluff 2003), que está a su vez íntimamente relacionado a las características propias del hábitat de nidificación.

A nivel global, la degradación y fragmentación de los ambientes naturales son consideradas las causas más importantes de pérdida de biodiversidad (Harris 1984, Vitousek y col. 1997, Fahrig 2003, Betts y col. 2007). Las modificaciones en el hábitat producidas por el hombre pueden afectar directa o indirectamente la dinámica poblacional (Tischendorf y col. 2005, Wiegand y col. 2005) y en particular a la reproducción de las aves (Duffy 1979, Reijnen y col. 1997, Miller y col. 1998; Phillips y col. 2005, Alves-Borges y Marini 2010). El incremento en las tasas de depredación y parasitismo han sido indicados como las consecuencias más sobresalientes de estas modificaciones en los ambientes naturales (Wilcove 1985, Donovan y col. 1995, Friesen y col. 1995, Hoover y col. 1995, Robinson y col. 1995, Herkert y col. 2003, Evans 2004, Phillips y col. 2005, Tewksbury y col. 2006).

Las aves neotropicales comprenden una gran parte de la diversidad global de aves (Fischer 1960). Sin embargo, la información disponible sobre su biología reproductiva es aún muy limitada (Martin 1996, 2004). Si bien en los últimos años han resurgido los estudios de la biología reproductiva de muchas aves neotropicales (Martin y col. 2000, 2007; Martin 2002, 2004; Ricklefs y Wikelski 2002), los ciclos reproductivos de las aves de regiones templadas del Neotrópico son mucho menos conocidos que los de las regiones tropicales (Martin 2004).

En esta tesis se presenta información sobre los principales parámetros reproductivos del Cardenal Común (*Paroaria coronata*, Thraupidae) en un bosque natural del noreste de la provincia de Buenos Aires. El estudio se llevó a cabo en la estancia privada "La Matilde", incluida dentro de la Reserva de Biosfera Parque Costero del Sur (MAB-UNESCO). Estos bosques, conocidos localmente como Talaes, son de tipo templado-cálido y pertenecen al dominio fitogeográfico chaqueño (Cabrera y Willink 1980) o subregión chaqueña (Morrone 2001). Por su cercanía a los grandes centros urbanos, la fuerte actividad agrícola-ganadera, la tala indiscriminada que han

sufrido en las últimas décadas y su delicada composición arbórea, son considerados como uno de los bosques en mayor riesgo de conservación en Argentina (Athor y col. 2004).

Los representantes de la familia Thraupidae están entre las aves más llamativas del Neotrópico, sin embargo, aún se desconocen más de la mitad de los nidos y huevos de esta familia (Isler e Isler 1999) y se carece de información sobre los parámetros reproductivos más importantes para la mayoría de las especies (Sick 1997, Isler y Isler 1999). La familia Thraupidae esta compuesta por casi 400 especies de aves distribuidas en el Neotrópico (Sick 1997, Isler y Isler 1999, Roberson 2009). Es una familia esencialmente no migradora que se caracteriza por el colorido plumaje en la mayoría de sus integrantes (Isler e Isler 1999). En el periodo reproductivo se exhiben en parejas, frecuentemente defendiendo territorios definidos cerca del nido (Sick 1997, Isler e Isler 1999). El nido es una canasta abierta bien elaborada de ramas que colocan a distintas alturas entre las copas de los árboles y arbustos (Sick 1997, Isler e Isler 1999). En general, ambos sexos colaboran en la construcción del nido, aunque comúnmente la hembra toma un papel más activo en el traslado de material y armado del nido (Sick 1997). El tamaño de puesta es de 2-3 huevos, la incubación está cargo de la hembra y se extiende por 12-18 días y los pichones son alimentados por ambos progenitores durante 18-22 días (Sick 1997, Isler y Isler 1999). Al menos 16 especies de thráupidos son parasitadas por el Tordo Renegrado (*Molothrus bonariensis*) y los pichones frecuentemente están parasitados por larvas del género *Philornis* (Sick 1997).

Debido al llamativo plumaje y sus buenas condiciones de adaptabilidad al cautiverio, muchos thráupidos son comercializados como mascotas en Sudamérica y en el mundo (BirdLife International 2004). Entre los thráupidos, el Cardenal Común se ha convertido en una de las aves con mayor tráfico como mascota en Argentina y Brasil (Bertonatti y Corcuera 2000, Fontana y col. 2003, Nascimento y Alves 2007, Loydi 2008) y por esta razón se cree que sus poblaciones naturales podrían comenzar a declinar (UNEP-WCMC 2010). Existen importantes vacíos en el conocimiento de la biología general de esta especie y del género *Paroaria* que motivaron el desarrollo de esta tesis, particularmente sobre los parámetros reproductivos fundamentales que servirán de herramientas para el apropiado manejo y conservación de sus poblaciones. Esta investigación, además, aportará información de base para la conservación en general de otros integrantes de la familia Thraupidae, grupo de aves emblemático del

neotrópico que tiene aproximadamente el 15% de las especies bajo alguna categoría de amenaza (BirdLife International 2004).

FILOGENIA DEL GRUPO

El Cardenal Común ha sido incluido en la Familia Thraupidae (Aves, Orden Passeriformes; Burns y col. 2002, 2003; Yuri y Mindell 2002; Burns y Naoki 2004; Fjeldsa y Rahbek 2006; Dávalos y Porzecanski 2009; Sedano y Burns 2010). Recientemente, Dávalos y Porzecanski (2009) estudiaron la filogenia del género *Paroaria*, indicando que el Cardenal Común es una especie basal dentro del grupo (Fig. 1.1). De acuerdo a este estudio, dentro del género *Paroaria* se deberían reconocer al menos seis especies: *P. coronata*, *P. dominicana*, *P. nigrogenis*, *P. baeri*, *P. gularis* y *P. capitata*; Figs. 1.1 y 1.2). El género *Neothraupis* sería el grupo hermano de los *Paroaria* y dos géneros más alejados serían *Cissopis* y *Schistochlamys* (Dávalos y Porzecanski 2009; Fig. 1.1).

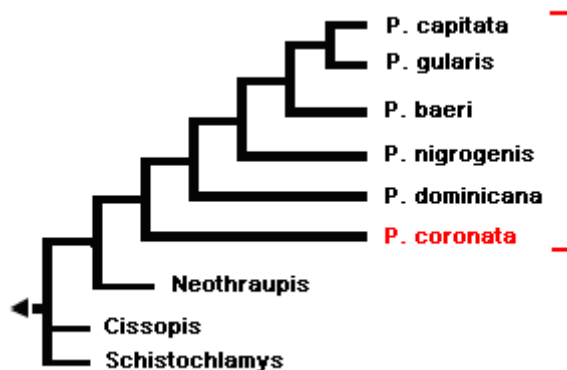


Figura 1.1. Relaciones filogenéticas de los integrantes del género *Paroaria* a partir de datos moleculares y morfológicos (tomado de Dávalos y Porzecanski 2009). En este esquema, *P. capitata* incluye a las subespecies *P. capitata capitata* y *P. capitata cervicalis* y *P. baeri* a las subespecies *P. baeri baeri* y *P. baeri xinguensis*.

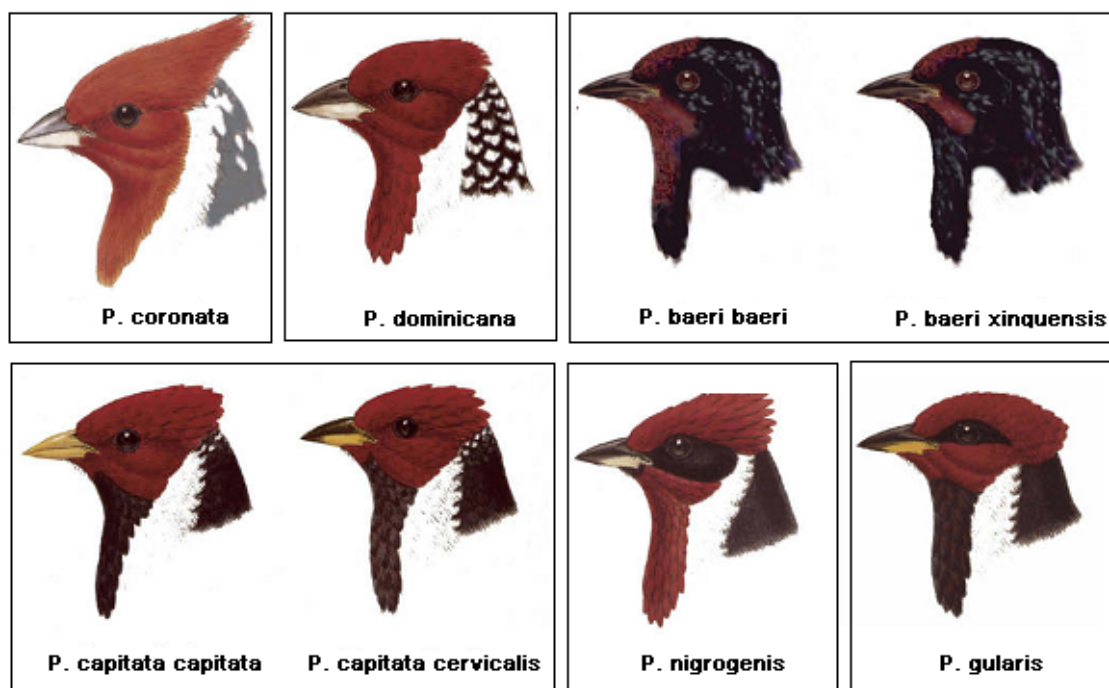


Figura 1.2. Ilustraciones de los representantes del género *Paroaria* en Sudamérica (tomado de Dávalos y Porzecanski 2009; imágenes basadas en las ilustraciones de W. Hart, en Sharpe 1888).

En la actualidad todos los trabajos concuerdan en que el género *Paroaria* es un grupo claramente monofilético (Burns y Naoki 2004, Dávalos y Porzecanski 2009, Sedano y Burns 2010). La ubicación de este género en una familia (Emberizidae, Cardinalidae y Thraupidae) ha ido cambiando con el tiempo. Tradicionalmente se lo consideraba integrante de la familia Emberizidae (Storer 1970, Sibley y Monroe 1990, Dickinson 2003), aunque algunos reportes también lo asociaban a la familia Cardinalidae (Meyer de Schauensee 1966, 1970) o Fringillidae (Hellmayr 1938, Tordoff 1954, Paynter y Storer 1970). Sin embargo, en la actualidad hay acuerdo general en incluirlo dentro de la familia Thraupidae (Burns y col. 2002, 2003; Yuri y Mindell 2002; Burns y Naoki 2004; Fjeldsa y Rahbek 2006; Dávalos y Porzecanski 2009; Sedano y Burns 2010).

Las relaciones filogenéticas entre las familias Thraupidae, Emberizidae y Cardinalidae también han dado lugar en las últimas décadas a intensos debates que aún hoy continúan sin resolverse (Ericson y Johansson. 2003, Harshman 2006, Harshman 2007, Roberson, 2009). Algunos estudios, la mayoría de ellos muy recientes, indican

que la familia Thraupidae y Cardinalidae forman un grupo monofilético separado de Emberizidae (Bledsoe 1987, Watada y col. 1995, Barker y col. 2002, Yuri y Mindell 2002, Barker y col. 2004; Fig. 1.3). Alternativamente, los reportes de Sibley y Ahlquist (1990), Harshman (1994) y Klicka y col. (2000) indican que las familias Emberizidae y Cardinalidae formarían un grupo monofilético separado de Thraupidae.

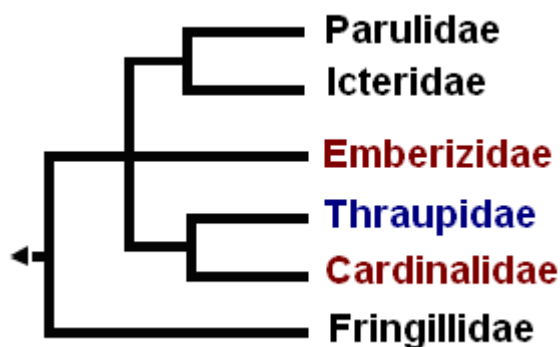


Figura 1.3. Relaciones filogenéticas de seis familias dentro del Orden Passeriformes: Parulidae, Icteridae, Emberizidae, Thraupidae, Cardinalidae y Fringillidae que se reportan como integrantes de un grupo monofilético (tomado de Harshman 2006).

EL CARDENAL COMÚN

El Cardenal Común o Cardenal de Cresta Roja (*Paroaria coronata*, Miller 1776, Fig. 1.4) se distribuye desde el sur de Brasil (Mato Grosso y Rio Grande do Sul), este de Bolivia, Paraguay, Uruguay y centro-norte de Argentina (Ridgely y Tudor 1994, Sick 1997, Narosky y Yzurieta 2003; Fig. 1.4). En Argentina se lo puede encontrar desde el sur de las provincias de Mendoza, La Pampa y Buenos Aires hasta las provincias del norte (Ridgely y Tudor 1994, Sick 1997, Narosky y Yzurieta 2003). En la provincia de Buenos Aires la especie se encuentra bien representada en el norte y este del territorio (Narosky y Di Giacomo 1993), asociada a los Talaes que acompañan la costa del Río de La Plata hasta más allá de su desembocadura. También se la puede encontrar como especie introducida en algunos estados norteamericanos como Hawái (Pratt y col. 1987) y Florida (Long 1981, Sibley 2000) y en España (GAE 2006).



Figura 1.4. Ejemplar adulto de Cardenal Común, *Paroaria coronata* (izquierda) y distribución de la especie (derecha).

El Cardenal Común presenta un llamativo plumaje rojo en la cabeza, cresta y garganta, gris plomo en el dorso del cuerpo y la cola y blanco en el abdomen (Fig. 1.4). En los primeros meses de vida, los juveniles presentan diferencias en la coloración del plumaje respecto a los adultos, siendo la cabeza, cresta y garganta de color pardo-rojizo (Fig. 1.5). Esta especie se distingue de los otros representantes del género principalmente por la posición erecta de la cresta roja, la extensión del plumaje rojo hacia abajo en la garganta y por el uniforme plumaje gris en el dorso que sólo se ve interrumpido por pequeños puntos blancos en la parte superior del cuello (ver diagnóstico de Dávalos y Porzecanski 2009).



Figura 1.5. Ejemplar adulto de Cardenal Común (izquierda, con cresta roja) y juvenil (derecha, con cresta pardo-rojiza).

Como la mayoría de los representantes de la familia Thraupidae, los cardenales forman parejas que mantienen durante toda la temporada reproductiva y ambos individuos alimentan a los pichones (Sick 1997, Isler y Isler 1999). Los machos y hembras son indistinguibles al ojo humano, ya que presentan similar coloración y tamaño. Frecuentemente se los observa en parejas durante la temporada reproductiva y en grupos durante el invierno (Ridgely y Tudor 1994), en ocasiones formando bandadas de 70-90 individuos (L. Segura, datos no presentados). Si bien no hay registros sobre comportamientos territoriales en esta especie, Eason (1992) reporta que *P. gularis* en Perú defiende activamente y mantiene un territorio durante la temporada reproductiva.

El Cardenal Común habita bosques semiabiertos (Ridgely y Tudor 1994, Narosky y Yzurieta 2003) y también es frecuente observarlo en bordes de desmonte y cultivos (Short 1975, Ridgely y Tudor 1994, Narosky y Yzurieta 2003). El alimento (semillas) lo encuentra principalmente en el suelo, aunque también puede comer frutos directamente de las ramas de los árboles o capturar insectos en vuelo desde una percha (Sick 1997).

Debido al colorido plumaje y dieta a base de semillas, el Cardenal Común es un ave con gran demanda como mascota en Argentina y Brasil y en otros lugares del mundo como Estados Unidos de América y Europa (Nilsson 1981). En Argentina existen registros de captura de esta especie con fines de comercialización desde el siglo XIX (Azara 1802, Gibson 1880). En Argentina hay comercio ilegal de esta especie en casi todos los puntos del país (Bertonatti y Corcuera 2000) y en la provincia de Buenos

Aires aparece como una de las aves más comercializadas (Loydi 2008). El cardenal también es una de las aves más comercializadas de Brasil (Fontana y col. 2003, Nascimento y Alves 2007). En la actualidad está categorizada como 'de baja preocupación' (LC, 'Least Concern'; IUCN 2010, BirdLife International 2004). Sin embargo, ha sido incluida en el Apéndice II de CITES (Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestre; UNEP-WCMC 2010), regulando así su comercialización. Según este organismo internacional, si continúa su comercialización sin regulación podría ponerse en peligro su subsistencia en la naturaleza.

ANTECEDENTES DE LA BIOLOGÍA REPRODUCTIVA EN LOS GÉNEROS *PAROARIA* Y *NEOTHRAUPIS*

Los parámetros reproductivos más importantes de las especies del género *Paroaria* son poco conocidos y no existen estudios de las tasas de supervivencia de nidos en ambientes naturales. Los reportes de Sick (1997), Buzzetti y Silva (2005), De la Peña (2005) y Di Giacomo (2005) describen brevemente la duración del periodo reproductivo, material y ubicación de los nidos, tamaño de huevos, periodos de incubación y permanencia de pichones en el nido y presencia de parasitismo de cría del Tordo Renegrado para varias especies del género *Paroaria* en Brasil y Argentina. Por otro lado, Cherrie (1916), Thomas (1979) y Greeney y Merino (2006) describieron las características de nidos y huevos y fechas de reproducción de *P. gularis* en Venezuela y Ecuador. Greeney y col. (2004) mencionaron a *P. gularis* alimentando pichones parásitos de Tordo Renegrado en Ecuador. Dornas (2008) describió un nido de *P. baeri* en Brasil parasitado con huevos de Tordo Renegrado. En el Cardenal Común, Banchs y Fraga (1994) reportaron el porcentaje de nidos exitosos en relación a la fragmentación de los bosques naturales en el chaco seco argentino y Pendleton (1996) realizó una breve e imprecisa descripción de algunos aspectos de la biología reproductiva de individuos en cautiverio.

El Cardenal Común se reproduce principalmente entre los meses de octubre y febrero (Contreras 1990, Banchs y Fraga 1994, Sick 1997, De la Peña 2005 y Di Giacomo 2005). Otros representantes del género (*P. baeri* y *P. capitata*) nidifican principalmente entre noviembre y enero en Brasil (Buzzetti y Silva 2005, Vasconcelos y col. 2006, Dornas 2008) o entre junio y septiembre en Ecuador, Colombia y Venezuela

(*P. gularis*; Cherrie 1916, Thomas 1979, Hilty y Brown 1986, Cruz y Andrews 1989, Greeney y col. 2004, Greeney y Merino 2006). Construyen nidos abiertos con pequeñas ramas y generalmente con poco material (Contreras 1990, Banchs y Fraga 1994, Sick 1997, De la Peña 2005 y Di Giacomo 2005). Ponen entre 2-4 huevos de color verde en la base y con abundantes manchas pardas en la superficie, incuban durante 13-15 días y los pichones permanecen en el nido 10-14 días (Sick 1997, Buzzetti y Silva 2005, De la Peña 2005, Di Giacomo 2005, Greeney y Merino 2006).

En *Neothraupis fasciata*, especie hermana del grupo *Paroaria* (Dávalos y Porzecanski 2009), se han reportado algunos parámetros reproductivos relevantes en el centro de Brasil (Alves 1988, Alves y Cavalcanti 1990, Duca 2007). Esta especie nidifica entre agosto y diciembre en la región del Cerrado brasileiro, incuban durante 13-16 días, tienen un tamaño de puesta de 2-3 huevos y los pichones permanecen en el nido por 9-12 días (Alves y Cavalcanti 1990, Duca 2007). La supervivencia de nidos en esta especie es de ~22% (Duca 2007), siendo la depredación la principal causa de fracaso de nidos. La frecuencia de parasitismo de cría fue muy baja (<2%) y el ~3% de los pichones murió a causa del parasitismo de moscas del género *Philornis*.

OBJETIVOS GENERALES

El objetivo general de esta tesis es caracterizar los principales parámetros reproductivos de una población del Cardenal Común en bosques naturales del noreste de la provincia de Buenos Aires y analizar el efecto de las características del bosque sobre la reproducción de esta especie.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Identificar algunas características de los sitios de nidificación, como la especie arbórea, el tamaño de los árboles, la cobertura de vegetación arbórea en los alrededores del nido y la posición del nido dentro de la copa del árbol y compararlas con lo disponible en el ambiente.
- Caracterizar los nidos, tamaño de nidada y huevos, periodo de incubación, permanencia de pichones en el nido, tasas de crecimiento de pichones y éxito de nidificación evaluando las variaciones a lo largo y entre temporadas reproductivas.

- Evaluar el efecto del momento de la temporada y las características del sitio de nidificación sobre la ocurrencia de parasitismo de *Philornis seguyi* y evaluar la influencia del parasitismo sobre el crecimiento y supervivencia de los pichones.
- Evaluar el impacto del parasitismo de cría del Tordo Renegrado (*Molothrus bonariensis*) e identificar las principales defensas antiparasitarias del Cardenal Común.
- Estimar y modelar la supervivencia de los nidos en distintos momentos del ciclo reproductivo y evaluar la influencia del momento de la temporada y las características del sitio de nidificación sobre las tasas de supervivencia diaria.

ORDENAMIENTO DE LA TESIS

Este trabajo de tesis está organizado en ocho capítulos. En este primer capítulo se presenta el marco teórico, las características de la especie, su ubicación filogenética y los objetivos generales de la tesis. En el capítulo dos se describen el área de estudio, la metodología de búsqueda y monitoreo de nidos y la metodología general de obtención de los datos. En el capítulo tres se caracterizan los sitios de nidificación en relación a la especie arbórea, tamaño de los árboles, cobertura de vegetación arbórea y posición del nido dentro de la copa del árbol y se comparan con los sitios disponibles en el ambiente. En el capítulo cuatro se describen los principales aspectos de la biología reproductiva, como el patrón temporal de nidificación, el tamaño de puesta y de los huevos, el periodo de construcción del nido e incubación, la supervivencia de huevos, el éxito de eclosión, el crecimiento y supervivencia de los pichones, el efecto de la fecha de la temporada en la reproducción y la asociación entre la masa corporal de los pichones y algunas variables temporales y ambientales. En el capítulo cinco se analiza el efecto del momento de la temporada reproductiva y las características del sitio de nidificación sobre la probabilidad e intensidad de parasitismo de *P. seguyi* y la influencia de este parásito sobre el crecimiento y supervivencia de los pichones. En el capítulo seis se analiza la relación entre las características del sitio de nidificación y la probabilidad de parasitismo de cría del Tordo Renegrado y se investigan las principales defensas antiparasitarias del cardenal. En el capítulo siete se estima y modela la supervivencia de los nidos en distintos momentos del ciclo reproductivo (estadio de huevos y pichones) en relación al momento de la temporada y las características del sitio de nidificación. El capítulo ocho incluye una discusión general y las consideraciones finales del trabajo de tesis.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alves, M. A. S. 1988. Organização social e biologia reprodutiva de *Neothraupis fasciata* (Passeriformes: Thraupidae). Tesis de Maestría, Universidade Estadual de Campinas, Brasil.
- Alves, M. A. S. y R. B. Cavalcanti. 1990. Ninhos, ovos e crescimento de filhotes de *Neothraupis fasciata*. Ararajuba, Revista Brasileira de Ornitologia 1: 91–94.
- Alves-Borges, F. J. y M. A. Marini. 2010. Birds nesting survival in disturbed and protected Neotropical savannas. Biodiversity and Conservation 19: 223–236.
- Athor, J., J. Baigorria y E. Mérida, 2004. Principales acciones en la Gestión por la Conservación de los Talaes Bonaerenses. Congreso Nacional de Conservación de la Biodiversidad. Fundación Félix de Azara. Escobar, Buenos Aires. Argentina.
- Azara, F. 1802. Apuntamientos para la historia natural de los pájaros del Paraguá y Río de la Plata. Imprenta de la viuda de Ibarra. Tomo I. Madrid, España.
- Banchs, R. A. y R. M. Fraga. 1994. Supervivencia de nidos del Cardenal de Cresta Roja (*Paroaria coronata*) en ambientes modificados del chaco argentino. Vida Silvestre Neotropical 3: 91–95.
- Barker, F. K., G. F. Barrowclough y J. G. Groth. 2002. A phylogenetic hypothesis for passerine birds; taxonomic and biogeographic implications of an analysis of nuclear DNA sequence data. Proceedings of the Royal Society B 269: 295–308.
- Barker, F. K., A. Cibois, P. Schikler, J. Feinstein y J. Cracraft. 2004. Phylogeny and diversification of the largest avian radiation. Proceedings of the National Academy of Sciences United States of America 101: 11040–11045.
- Berryman, A. A. y P. Kindlman. 2008. Population systems. Springer Science and Business Media, Illinois, Estados Unidos de América de América.
- Bertonatti C. y J. Corcuera. 2000. Situación ambiental Argentina 2000. Fundación Vida Silvestre, Buenos Aires, Argentina.
- Betts, M. G., G. J. Forbes y A. W. Diamond. 2007. Thresholds in songbird occurrence in relation to landscape structure. Conservation Biology 21: 1046–1058.

- BirdLife International. 2004. State of the World's Birds: Indicators for Our hanging World. Cambridge, Inglaterra.
- Bledsoe, A. H. 1987. DNA evolutionary rates in nine-primaried passerine birds. *Molecular Biology and Evolution* 4: 559–571.
- Bradley, J. E. y J. M. Marzluff. 2003. Rodents as nest predators: influences on predatory behavior and consequences to nesting birds. *Auk* 120: 1180–1187.
- Burns, K. J. y K. Naoki. 2004. Molecular phylogenetics and biogeography of Neotropical tanagers in the genus *Tangara*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 32: 838–854.
- Burns, K. J., S. H. Hackett y N. K. Klein. 2002. Phylogenetic relationships and morphological diversity in Darwin's finches and their relatives. *Evolution* 56: 1240–1252.
- Burns, K. J., S. H. Hackett y N. K. Klein. 2003. Phylogenetic relationships of Neotropical honeycreepers and the evolution of feeding morphology. *Journal of Avian Biology* 34: 360–370.
- Buzzeti, D. y S. Silva. 2005. Berços da vida. Ninhos de aves brasileiras. Ed. Terceiro Nome. São Paulo, Brazil.
- Cabrera, A. I. y A. Willink. 1980. Biogeografía de América Latina. OEA. Serie Biología. Monografía no. 13. Washington, Estados Unidos de América de América.
- Cherrie, G. K. 1916. A contribution to the ornithology of the Orinoco region. The Museum of The Brooklyn Institute Arts and Sciences. *Science Bulletin* 2: 133–374.
- Contreras, J. R., 1990. Datos reproductivos de 45 especies de aves Passeriformes que anidan en el valle aluvial del Riachuelo, noroeste de Corrientes, Argentina. *Nótulas Faunísticas* 22: 1–4.
- Cruz, A. y R. W. Andrews. 1989. Observations on the breeding biology of passerines in a seasonally flooded savanna in Venezuela. *Wilson Bulletin* 101: 62–76.
- Dávalos, L. M. y A. L. Porzecanski. 2009. Accounting for molecular stochasticity in systematic revisions: Species limits and phylogeny of *Paroaria*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 53: 234–248.

- De la Peña, M. R. 2005. Reproducción de las aves Argentinas (con descripción de pichones). LOLA, Buenos Aires, Argentina.
- Di Giacomo, A. G. 2005. Aves de la Reserva El Bagual. En Di Giacomo, A. G. y S. F. Krapovickas (eds.). Historia natural y paisaje de la Reserva El Bagual. Temas de Naturaleza y Conservación 4. Aves Argentinas / Asociación Ornitológica del Plata, Argentina.
- Dickinson, E. C. 2003. The Howard and Moore complete checklist of the birds of the world. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, Estados Unidos de América de América.
- Donovan, T. M., F. R. Thompson III, J. Faaborg y J. R. Probst. 1995. Reproductive success of migratory birds in habitat sources and sinks. *Conservation Biology* 9: 1380–1395.
- Dornas, T. 2008. Descrição de ninho e ovos do cardeal-de-Góias *Paroaria baeri* e relato de nidoparasitismo na região do Cantão, vale do rio Araguaia, Tocantins, Brasil. *Cotinga* 30: 68–69.
- Duca, C. 2007. Biología e conservação de *Neothraupis fasciata* (Aves: Thraupidae) no Cerrado do Brasil Central. Tesis de Doctorado. Universidade de Brasília, Brasil.
- Duffy, D. C. 1979. Human disturbance and breeding birds. *Auk* 96: 815–816.
- Evans, K. L. 2004. The potential for interactions between predation and habitat change to cause population declines of farmland birds. *Ibis* 146: 1–13.
- Eason, P. 1992. Optimization of territory shape in heterogeneous habitats: a field study of the Red-Capped Cardinal (*Paroaria gularis*). *Journal of Animal Ecology* 61: 411–424.
- Ericson, P. G. P. y U. S. Johansson. 2003. Phylogeny of Passerida (Aves: Passeriformes) based on nuclear and mitochondrial sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 29: 126–138.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34: 487–515.
- Fischer, A. G. 1960. Latitudinal variations in organic diversity. *Evolution* 14: 64–81.
- Fjeldsa, J. y C. Rahbek. 2006. Diversification of tanagers, a species rich bird group, from lowlands to montane regions of South America. *Integrative and Comparative Biology* 46: 72–81.

- Fontana, C. S., G. A. Bencke y R. E. Reis. 2003. Livro vermelho da fauna ameaçada de extinção do Rio Grande do Sul. Edipucrs, Porto Alegre, Brasil.
- Friesen, L. E., P. F. J. Eagles y R. J. Mackay. 1995. Effects of residential development on forest dwelling neotropical migrant songbirds. *Conservation Biology* 9: 1408–1414.
- GAE. 2006. Grupo de Aves Exóticas (GAE-SEO/BirdLife). Aves invasoras en España: lista de especies en las categorías C y E. Disponible online en <http://www.iberianature.com/material/documents/LISTA%20CE%20ESPANOLA.pdf>. Acceso 22 de agosto de 2010.
- Gibson, E. 1880. Ornithological notes from the neighbourhood of Buenos Aires. *Ibis* 4: 153–169.
- Greeney, H. F. y P. A. Merino. 2006. Notes on the breeding birds from the Cuyabeno Faunistic Reserve in North Eastern Ecuador. *Boletín de la Sociedad Antioqueña de Ornitología* 16: 46–54.
- Greeney, H. F., R. A. Gelis y R. White. 2004. Notes on breeding birds from an Ecuadorian lowland forest. *Bulletin British Ornithologists* 124: 28–37.
- Harris, L. D. 1984. The fragmented forest: island biogeography theory and the preservation of biotic diversity. Chicago, Illinois, Estados Unidos de América de América.
- Harshman, J. 1994. Reweaving the tapestry: what can we learn from Sibley and Ahlquist (1990)? *Auk* 111: 377–388.
- Harshman, J. 2006. Nine-primaried oscines. Disponible online en http://tolweb.org/%27Nine-primaried_oscines%27/67287/2006.08.02 en The tree of life web project <http://tolweb.org>. Acceso 5 de septiembre de 2010.
- Harshman, J. 2007. Classification and phylogeny of birds. En Jamieson, B. G. M. (ed.). *Reproductive biology and phylogeny of birds*. Science Publishers, Enfield, New Hampshire, Estados Unidos de América de América.
- Hellmayr, C. E. 1938. Catalogue of the birds of the Americas and the adjacent islands. *Zoological Series of Field Museum Natural History* 13: 58–67.
- Herkert, J. R., D. L. Reinking, D. A. Wiedenfeld, M. Winter, J. L. Zimmerman, W. E. Jensen, E. J. Finck, R. R. Koford, D. H. Wolfe, S. K. Sherrod, M. A. Jenkins, J. Faaborg y S. K. Robinson. 2003. Effects of prairie

- fragmentation on the nest success of breeding birds in the Midcontinental United States. *Conservation Biology* 17: 587–594.
- Hilty, S. L. y W. L. Brown. 1986. A guide to the birds of Colombia. Princeton University Press. Princeton, New Jersey Estados Unidos de América de América.
- Hoover, J. P., M. C. Brittingham y L. J. Goodrich. 1995. Effects of forest patch size on nesting success of wood thrushes. *Auk* 112: 146–155.
- Isler, M. L. y P. R. Isler. 1999. The Tanagers: natural history, distribution, and identification. Smithsonian Institution Press, Washington, Estados Unidos de América de América.
- IUCN, 2010. The World Conservation Union-The IUCN red list of threatened species. Disponible online en <http://www.iucnredlist.org/>. Acceso 27 de septiembre de 2010.
- Jamieson, B. G. M. 2007. Reproductive biology and phylogeny of birds. Part B. Science Publisher, New Jersey, Estados Unidos de América de América.
- Klicka, J., K. P. Johnson y S. M. Lanyon. 2000. New World nine-primaried oscine relationships: Constructing a mitochondrial DNA framework. *Auk* 117: 321–336.
- Liebezeit, J. R. y T. L. George. 2002. Nest predators, nest-site selection, and nesting success of the Dusky Flycatcher in a managed ponderosa pine forest. *Condor* 104: 507–517.
- Long, J. L. 1981. Introduced birds of the world. Universe Books, New York. Estados Unidos de América de América.
- Loydi, A. 2008. Situación actual del comercio ilegal de aves en la ciudad de Bahía Blanca. *BioScriba* 1: 9–16.
- Martin, T. E. 1987 Food as a limit on breeding birds: a lifehistory perspective. *Annual review of ecology and systematics* 18: 453–487.
- Martin, T. E. 1993. Nest predation, nest sites, and birds: new perspectives on old patterns. *BioScience* 43: 523–532.
- Martin, T. E. 1995. Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation and food. *Ecological Monographs* 65: 101–127.
- Martin, T. E. 1996. Life history evolution in tropical and south temperate birds: what do we really know? *Journal of Avian Biology* 27: 263–272.

- Martin, T. E. 2002. A new view for avian life history evolution tested on an incubation paradox. *Proceedings of the Royal Society B* 269: 309–316.
- Martin, T. E. 2004. Avian life-history evolution has an eminent past: does it have a bright future? *Auk* 121: 289–301.
- Martin, T. E., P. R. Martin, C. R. Olson, B. J. Heidinger y J. J. Fontaine. 2000. Parental care and clutch sizes in North and South American birds. *Science* 287: 1482–1485.
- Martin, T. E., S. K. Auer, R. D. Bassar, A. M. Niklison y P. Lloyd. 2007. Geographic variation in avian incubation periods and parental influences on embryonic temperature. *Evolution* 61: 2558–2569.
- Marzluff, J. M. y R. P. Balda. 1992. *The Pinyon Jay: behavioral ecology of a colonial and cooperative corvid*. Academic Press, San Diego, California, Estados Unidos de América de América.
- Meyer de Schauensee, R. 1966. *The species of birds of South America and their distribution*. Academy of Natural Sciences, Livingston Publishing Company, Narberth, Pennsylvania, Estados Unidos de América de América.
- Meyer De Schauensee, R. 1970. *A Guide to the Birds of South America*. Academy of Natural Sciences, Livingston Press, Wynnewood, Pennsylvania, Estados Unidos de América de América.
- Miller, S. G., R. L. Knigh y C. K. Miller. 1998. Influence of recreational trails on breeding bird communities. *Ecological Applications* 8: 162–169.
- Morrone, J. J. 2001. *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. Manuales y Tesis SEA. Zaragoza, España.
- Narosky, T. y A. Di Giacomo. 1993. *Las aves de la provincia de Buenos Aires: distribución y estatus*. Asociación Ornitológica del Plata, Vázquez-Mazzini Ed. y LOLA, Buenos Aires, Argentina.
- Narosky, T. y D. Yzurieta. 2003. *Guía para la identificación de las aves de Argentina y Uruguay*. Asociación Ornitológica del Plata, Vázquez-Mazzini Ed., Buenos Aires, Argentina.
- Nascimento, M. y E. Alves. 2007. *Aves no Rio Grande do Sul: a problemática do tráfico, educação e conscientização ambiental*. Pallotti, Santa Maria, Brasil.
- Newton, I. 1998. *Population limitation in birds*. Academic Press, London, Inglaterra.

- Nilsson, G. 1981. The bird business. A study of the commercial cage bird trade. Animal welfare Inst., Washington D.C., Estados Unidos de América de América.
- Paynter, R. A. y R. W. Storer. 1970. Check-list of birds of the world. A continuation of the work of James L. Peters. Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Massachusetts, Estados Unidos de América de América.
- Pendleton, E. 1996. Domestic breeding of the Brazilian Cardinal. A.F.A. Watchbird 23: 9–12.
- Phillips, J., E. Nol, D. Burke y W. Dunford. 2005. Impacts of housing developments on wood thrush nesting success in hardwood forest fragments. Condor 107: 97–106.
- Pratt, H. D., P. L. Bruner y D. G. Berrett. 1987. The birds of Hawaii and the Tropical Pacific. Princeton University Press, Princeton, Estados Unidos de América de América.
- Reijnen, R., R. Foppen y G. Veenbaas. 1997. Disturbance by traffic of breeding birds: evaluation of the effect and considerations in planning and managing road corridors. Biodiversity and Conservation 6: 567–581.
- Ricklefs, R. E. 1977. Composition of eggs of several species. Auk 94: 350–356.
- Ricklefs, R. E. 1990. The economy of nature: a textbook in basic ecology. Chiron Press. New York, Estados Unidos de América de América.
- Ricklefs, R. E. y M. Wikelski. 2002. The physiology/lifehistory nexus. Trends in Ecology and Evolution 17: 462–468.
- Ridgely, R. S. y G. Tudor. 1994. The birds of South America. Vol. 2. The suboscine passerine. University Texas Press, Austin, Texas, Estados Unidos de América de América.
- Roberson, D. 2009. Bird families of the word. Tanagers Thraupidae. Disponible online en <http://creagrus.home.montereybay.com/tanagers.html>. Acceso 10 de agosto de 2010.
- Robinson, S. K., F. R. Thompson III, T. M. Donovan, D. R. Whitehead y J. Faaborg. 1995. Regional forest fragmentation and the nesting success of migratory birds. Science 267: 1987–1990.
- Roff, D. 1992. The evolution of life histories: theory and analysis. Chapman y Hall, New York, Estados Unidos de América de América.

- Sedano, R. E. y K. J. Burns. 2010. Are the Northern Andes a species pump for Neotropical birds? Phylogenetics and biogeography of a clade of Neotropical tanagers (Aves: Thraupini). *Journal of Biogeography* 37: 325–343.
- Sharpe, R. B. 1888. Catalogue of the Passeriformes or perching birds in the collection of the British Museum, Vol. XII (Fringilliformes). The Trustees of the British Museum, London, Inglaterra.
- Short, L. L. 1975. A zoogeographic analysis of the South American chaco avifauna. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 154: 165–352.
- Sibley, D. A. 2000. National Audubon Society. The Sibley guide to birds. Alfred A. Knopf, New York, Estados Unidos de América de América.
- Sick, H. 1997. Ornitologia Brasileira. Nova Fronteira, Rio de Janeiro, Brasil.
- Sibley, C. G. y J. A. Ahlquist. 1990. Phylogeny and classification of birds, Yale University Press, New Haven, Estados Unidos de América de América.
- Sibley, C. G. y B. L. Monroe Jr. 1990. Distribution and taxonomy of birds of the world. Yale University Press, New Haven, Estados Unidos de América de América.
- Stearns, S. C. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press, Oxford, Estados Unidos de América.
- Storer, R. W. 1970. Subfamilies Thraupinae and Tersininae. Check-list of birds of the world. Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Massachusetts, Estados Unidos de América.
- Sutherland, W. J. 2000. The conservation handbook. Research, management, and policy. Blackwell Science, Oxford. Estados Unidos de América.
- Tewksbury, J. J., L. Garner, S. Garner, J. D. Lloyd, V. Saab y T. E. Martin. 2006. Tests of landscape influence: nest predation and brood parasitism in fragmented ecosystems. *Ecology* 87: 759–768.
- Thomas, B. T. 1979. The birds of a ranch in the Venezuelan llanos. En Eisenberg, J. F. (ed.). *Vertebrate ecology of the northern Neotropics*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. Estados Unidos de América.
- Tischendorf, L., A. Grez, T. Zaviezo y L. Fahrig. 2005. Mechanisms affecting population density in fragmented habitat. *Ecology and Society* 10: 7–17.

- Tordoff, H. B. 1954. A systematic study of the avian family Fringillidae based on the structure of the skull. Miscellaneous Publications Museum of Zoology University of Michigan 81: 1–41.
- UNEP-WCMC, 2010. UNEP-WCMC Species Database: CITES-Listed Species. Disponible online en <http://www.unep-wcmc.org>. Acceso 13 de septiembre de 2010.
- van Dyke, F. 2008. Conservation Biology. Springer Science and Business Media, Illinois, Estados Unidos de América.
- Vasconcelos, M. F., M. S. Werneck y M. R. de la Peña. 2006. Observação sobre a construção de um ninho de cavalaria (*Paroaria capitata*) com material industrializado. Revista Brasileira de Ornitologia 14: 167–168.
- Vitousek, P. M., H. A. Mooney, J. Lubchenko y J. M. Melillo. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. Science 277: 494–499.
- Watada, M., K. Jitsukata y R. Kakizawa. 1995. Genetic divergence and evolutionary relationships of the old and new world Emberizidae. Zoological Science 12: 71–77.
- Wiegand, T., E. Revilla y K. A. Moloney. 2005. Effects of habitat loss and fragmentation on population dynamics. Conservation Biology 10: 108–121.
- Wilcove, D. S. 1985. Nest predation in forest tracts and the decline of migratory songbirds. Ecology 66: 1211–1214.
- Yuri, T. y D. P. Mindell. 2002. Molecular phylogenetic analysis of Fringillidae, “New World nine-primaried oscines” (Aves: Passeriformes). Molecular Phylogenetics and Evolution 23: 229–243.

CAPÍTULO 2

ÁREA DE ESTUDIO Y METODOLOGÍA GENERAL

RESUMEN

En este capítulo se sintetizan las principales características del área de estudio, como su ubicación geográfica, la disposición espacial del bosque y su composición arbórea, y las temperaturas y precipitaciones a lo largo de la temporada reproductiva. Se describe además la metodología utilizada para la búsqueda y monitoreo de los nidos y obtención de los datos del árbol-nido y de su entorno.

ÁREA DE ESTUDIO

El trabajo de campo se realizó en la estancia privada "La Matilde", ubicada sobre la ruta provincial N° 11, Km 159, entre las localidades de Verónica y Punta Indio, partido de Punta Indio, provincia de Buenos Aires (35°21'S, 57°11'O; Fig. 2.1). Esta estancia está incluida dentro de la Reserva de Biosfera Parque Costero del Sur (MAB-UNESCO; Fig. 2.1), en un sector conocido localmente como Punta Piedras. La Reserva cuenta con una superficie de 26.500 ha en donde el estrato boscoso representa aproximadamente un 10% de la superficie total y el resto está representado por humedales y pastizales (Goya y col. 1992, Bilenca y Miñarro 2004). Fue declarada Reserva Mundial de Biosfera Natural y Cultural en diciembre de 1984 por sus características fitogeográficas, paisajísticas y culturales (Muriello y col. 1989).



Figura 2.1. Ubicación del partido de Punta Indio en la provincia de Buenos Aires (izquierda), área incluida dentro de la Reserva de Biosfera Parque Costero del Sur (centro, coloreado de verde) con indicación del sitio de estudio y límites de la Estancia La Matilde (derecha; imagen QuickBird 5 m extraída de Google Earth, DGC 2008).

Los bosques característicos del norte de la provincia de Buenos Aires se conocen localmente como "Talares". Estos bosques son de tipo templado-cálido y pertenecen al dominio fitogeográfico chaqueño (Cabrera y Willink 1980). Los Talares se distribuyen sobre el norte y este de la provincia, desde San Nicolás hasta Mar Chiquita por la ribera Platense y la costa Atlántica (Vervoorst 1967). Los bosques se encuentran asociados a situaciones topográficas y edáficas particulares, principalmente a terraplenes altos de arena y conchilla (Parodi 1940, Cavallotto 2002). Las especies arbóreas dominantes del Talar son el Tala (*Celtis tala*) y el Coronillo (*Scutia buxifolia*), encontrándose en menor proporción el Molle (*Schinus longifolius*), Sombra de Toro (*Jodina rhombifolia*), Sauco (*Sambucus australis*) y Ombú (*Phytolacca diodica*) (Goya y col. 1992). Asociada a la costa del río se puede encontrar otra especie nativa del Talar, el Ceibo (*Erythrina crista-galli*). En la actualidad, estos bosques tienen serios problemas de conservación como resultado del desmonte de gran parte de su superficie original y de la fragmentación de los bosques remanentes (Arturi y Goya 2004). La mayor parte de estos bosques se encuentra actualmente afectada a la actividad ganadera, ya que en general no son terrenos apropiados para la agricultura y proveen de sombra al ganado. Entre los años 1940 y 1970, estos bosques sufrieron una intensa extracción

comercial de madera y conchilla, razón por la que es frecuente encontrar árboles jóvenes y en proceso de regeneración por rebrote (Arturi y Goya 2004).



Figura 2.2. Fotografía aérea de un sector del Talar en la estancia La Matilde en donde se puede observar la disposición longitudinal que adoptan los cordones de bosque. [Imagen QuickBird 5 m extraída de Google Earth, DGC 2008].

La estancia La Matilde cuenta con una superficie de 625 ha y se encuentra próxima a la costa del Río de la Plata (Fig. 2.1). La superficie de bosque en esta estancia representa aproximadamente un 15% de la superficie total, siendo el resto humedales y pastizales (~80%) y cultivos (~5%). El área de bosque se ubica sobre el margen de la estancia que da sobre la costa del río y está dispuesto como un gran cordón de bosque paralelo al río que se extiende a las estancias vecinas. En el interior de este gran cordón boscoso se pueden reconocer pequeños cordones de bosque de menor envergadura separados entre sí por pequeños humedales y áreas de pastizal (Fig. 2.2). El Tala y el Coronillo aparecen en este sitio como los árboles dominantes del bosque, encontrándose en menor medida el Molle y el Ombú. Los árboles exóticos son poco frecuentes, aunque se pueden encontrar Laurel (*Laurus nobilis*), Ligustro (*Ligustrum lucidum*) y Crataegus (*Crataegus oxyacanthoides*) distribuidos de forma homogénea dentro del bosque y Paraíso (*Melia azedarach*), Mora (*Rubus glaucus*), Eucalipto (*Eucalyptus camaldulensis*), Casuarina (*Casuarina equisetifolia*) y Fresno (*Fraxinus angustifolia*) asociados a los corrales, bordes de la ruta y al actual y viejo casco de la estancia. En asociación con los Talas es frecuente observar una especie de hiedra siempreverde (*Hedera helix*) asomando sobre las copas de estos árboles.



Figura 2.3. Imágenes de un sector del Talar en la estancia La Matilde dominado por Talas (izquierda) y por Coronillos (derecha).

En el área de estudio se pueden diferenciar tres de las unidades boscosas nativas del Talar (Goya y col. 1992): 1) sectores con dominancia de Tala, 2) sectores con dominancia de Coronillo y 3) sectores con codominancia de Tala y Coronillo. El Tala y el Coronillo difieren en su fenología y morfología, siendo el Tala una especie caducifolia y con follaje menos denso que el Coronillo (perennifolia). Los sectores con dominancia de Coronillo se caracterizan por ser más densos, generalmente con reducidos espacios entre los árboles que dificultan el acceso y la búsqueda de nidos (Fig. 2.3), mientras que los sectores con dominancia de Tala se caracterizan por ser menos densos, tener mayores espacios entre los árboles y un mejor acceso y visibilidad de los nidos (Fig. 2.3). Sin embargo, esta situación no afectó la probabilidad de encuentro de los nidos en cada sector, ya que primero se ubicaron los territorios reproductivos de las parejas y luego se procedió a la búsqueda sistemática del nido (ver más adelante). Alejados de los cordones paralelos al río (400-1500 m), se pueden encontrar parches de bosque aislado dominados por Talas (Fig. 2.4). El diámetro de estos parches de bosque puede variar desde unos pocos metros hasta 80-100 m.

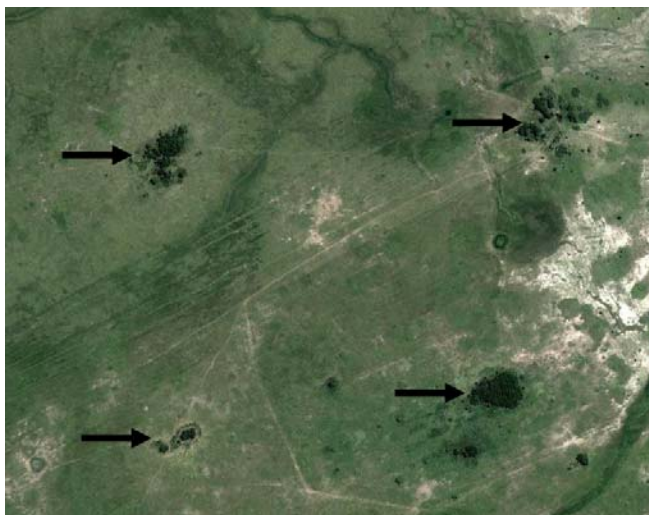


Figura 2.4. Parches aislados de bosque en la estancia La Matilde, rodeados por extensas áreas de pastizal inundado. [imagen QuickBird 5 m extraída de Google Earth, DGC 2008].

El clima se caracteriza por una temperatura media anual de 15 °C y precipitaciones anuales que alcanzan los 850 mm con picos de ocurrencia durante otoño y primavera (Servicio Meteorológico Nacional; SMN 2010). Durante el verano se registra un marcado déficit de agua en el suelo, debido principalmente a la escasez de precipitaciones y la elevada evapotranspiración (De Fina 1974). Los datos de temperaturas y precipitaciones medias mensuales para el sitio de estudio durante el periodo de trabajo a campo (octubre-febrero) fueron obtenidos del Departamento de Climatología de la Base Aeronaval de Punta Indio y se detallan en la Tabla 2.1. De forma general, no hubo variaciones en las temperaturas y precipitaciones entre años y los cambios a lo largo de la temporada estuvieron dentro del rango esperado para esta zona (SMN 2010; Tabla 2.1), a excepción de un moderado déficit de agua en el inicio de la temporada 2005-2006 y hacia el final de la temporada 2007-2008 (Tabla 2.1).

Tabla 2.1. Datos de temperaturas (C°) y precipitaciones (mm) medias mensuales para el sitio de estudio durante las temporadas reproductivas 2005-2006, 2006-2007 y 2007-2008 en relación a los promedios esperados para la zona según los registros de los últimos diez años del Servicio Meteorológico Nacional (SMN 2010). Los datos de temperaturas y precipitaciones fueron aportados por el Departamento de Climatología de la Base Aeronaval de Punta Indio.

	1981-1990*		2005-2006		2006-2007		2007-2008	
	Temp (°C)	Prec (mm)	Temp (°C)	Prec (mm)	Temp (°C)	Prec (mm)	Temp (°C)	Prec (mm)
Octubre	15,4	109	14,8	61	17	108	17	175
Noviembre	18,5	134	20,2	3	18,3	29	17,1	121
Diciembre	21,4	87	19,8	44	22,5	154	21,2	79
Enero	23,3	69	21,9	218	22,8	36	24,6	47
Febrero	22,2	84	21,6	105	23,2	112	23,5	65
Total Temporada	20,2	483	19,2	431	20,1	439	20	487

* Valores históricos para la localidad de Punta Indio (SMN 2010)

BÚSQUEDA Y MONITOREO DE NIDOS

Durante las temporadas reproductivas 2005-2006, 2006-2007 y 2007-2008 se realizó una búsqueda sistemática de nidos desde principios de octubre hasta finales de febrero, principalmente en horas de la mañana y ocasionalmente por la tarde. Durante las temporadas 2008-2009 y 2009-2010, la búsqueda de nidos se restringió a momentos particulares de la temporada con el objetivo de encontrar nidos sólo para el desarrollo de experimentos. La localización del territorio en donde una pareja estaba nidificando se realizó en la mayoría de los casos de forma auditiva o por observación directa de los adultos. Una vez localizado el territorio, los nidos fueron ubicados entre las ramas de los árboles observando exhaustivamente los potenciales sitios de nidificación y observando el comportamiento de los adultos (Martin y Geupel 1993). La localización del nido fue una tarea sumamente dificultosa, ya que éste es una pequeña taza de 12-15 cm de diámetro, construida con pequeñas ramitas y con poca densidad de material (ver Resultados en Capítulo 4). Además, la disposición intrincada de las ramas de Talas y Coronillos dificultó la localización de los nidos dentro de las copas.

Una vez localizado el nido, se accedió a él a través de una escalera o trepando por las ramas principales del árbol. En los nidos de difícil acceso se utilizó una vara de 3 m de largo con un espejo a 45° en la punta que permitía observar el contenido del nido. Se determinó el estadio en el que se encontraba el nido (construcción, huevos o pichones) y de acuerdo a esta información se estableció la frecuencia de monitoreo. Si el nido se encontraba en un estadio avanzado de construcción o con uno o dos huevos (supuestamente en estadio de puesta), el monitoreo se realizaba a diario para poder identificar la secuencia de puesta de huevos (marcando cada huevo con un marcador indeleble). Durante la incubación los nidos se monitorearon cada tres días aproximadamente hasta el día 11-12 (cercano al día de eclosión según Isler e Isler 1999), momento en el que el monitoreo volvió a ser diario para identificar el orden de eclosión de los pichones. Si el nido fue encontrado durante la incubación, el monitoreo se realizó a diario hasta que se observó la eclosión. Finalizada la eclosión, los nidos se monitorearon cada dos días hasta que los pichones abandonaron el nido o el nido fue depredado o abandonado. Desde el día 9-10 de edad de los pichones las visitas se realizaron a una distancia prudencial, ya que en este momento los pichones están muy activos y pueden abandonar prematuramente el nido. En cada visita se removió con cuidado el contenido completo del nido (huevos y/o pichones) y se lo repuso luego de realizadas las mediciones necesarias. El proceso completo de medición de huevos y/pichones llevó unos 10-15 minutos, dependiendo de la accesibilidad del nido y el número de huevos o pichones presentes.

Las visitas a los nidos se realizaron generalmente en horas de la tarde, aunque los nidos en puesta o incubación temprana se visitaron entre las 7:30-10:00 hs. para detectar la presencia de huevos parásitos del Tordo Renegrado, *Molothrus bonariensis* (horario más frecuente de puestas de huevos parásitos según Hoy y Ottow 1964) o evidencias de visitas de hembras parásitas de cría (principalmente picaduras en los huevos del hospedador, Astié y Reboreda 2006). Las medidas de los pichones se tomaron siempre entre 16:30-19:30 hs. para minimizar las variaciones diarias en la masa corporal y en las medidas de tarso, pico y ala de los pichones.



Figura 2.5. Huevos de Cardenal Común marcados con letras para identificación individual en un nido en estadio de incubación.

Las variables registradas en cada visita al nido dependieron de la etapa del ciclo reproductivo en la que se encontraba. Durante la etapa de puesta e incubación se identificaron los huevos con una marca (con un número si se lograba identificar el orden de puesta del huevo, o con letras si el nido ya se encontraba en incubación; Fig 2.5). Durante la incubación se midió el largo y ancho de los huevos utilizando calibres de reloj con un error de $\pm 0,1$ mm y la masa utilizando una balanza de resorte de 10 g (error $\pm 0,1$ g). Cada pichón fue identificado con marcas en sus tarsos para su identificación individual hasta el día 7-8 de edad, momento en que fue anillado con una combinación única de anillos plásticos de colores (Fig. 2.6) y un anillo de aluminio numerado. En cada visita, los pichones fueron inspeccionados cuidadosamente para detectar la presencia subcutánea de larvas del género *Philornis*. Para cada uno de los pichones se registró la masa corporal utilizando balanzas de resorte de 10, 20 y 50 g (error $\pm 0,1$, 0,2 y 0,3 g, respectivamente) y las medidas del tarso, pico y ala utilizando un calibre milimétrico (error $\pm 0,1$ mm).

Para cada nido se registró: 1) fecha de puesta de cada huevo, 2) fecha de eclosión de cada pichón, 3) fecha aproximada de abandono de nido, 4) fecha de fracaso del nido y 5) posible causa de fracaso del nido. La fecha de fracaso del nido se estimó como la fecha intermedia entre la última visita al nido activo y la primera visita en que se detectó el fracaso (Mayfield 1975). Además, en cada visita al nido se registró: 1) presencia de perforaciones en los huevos (asociadas a visitas del Tordo Renegrido, Massoni y Reboreda 1999, Astie y Reboreda 2006), 2) permanencia o no de cada huevo o pichón y 3) presencia subcutánea de larvas ectoparásitas del género *Philornis*.



Figura 2.6. Pichón de Cardenal Común marcado con anillos de plástico coloreados para identificación individual.

Las fechas de inicio de los nidos fueron relativizadas al 1 de octubre, debido a que antes de esta fecha no se observó puesta de huevos en ninguna de las temporadas reproductivas analizadas. Para cada nido se determinó la fecha de puesta del primer huevo y se consideró a ésta como día de inicio del nido. La determinación se realizó en forma directa cuando el nido fue encontrado durante la construcción o puesta de huevos y en forma indirecta cuando fue encontrado en incubación o con pichones a través de la fecha de eclosión (asumiendo un período de incubación de 12 días, tamaño modal de puesta de 3 huevos e inicio de la incubación con la puesta del segundo huevo; ver Resultados en Capítulo 4), o por medidas de la masa, pico, tarso y ala de los pichones (ver Resultados en Capítulo 4). La fecha de inicio no pudo ser calculada en los nidos que fueron encontrados durante la incubación y que no llegaron hasta la etapa de pichones. Estos nidos fueron asignados estimativamente a una quincena dentro de la temporada reproductiva.

Se consideró que un nido fue exitoso si al menos produjo un pichón que logró independizarse. Se lo consideró depredado si su contenido, fuesen huevos o pichones, desaparecía entre dos visitas consecutivas o si dentro del nido se encontraban los huevos o pichones depredados (Fig. 2.7) o con signos de haber sido depredados (restos de las cáscaras del huevos, plumas, sangre, etc.). Finalmente, se lo consideró abandonado si los huevos estaban fríos al momento de la visita o si los pichones estaban muertos en el nido sin evidencias de depredación. En ambos casos (huevos o pichones abandonados) se observó si alguno de los miembros de la pareja se encontraba cerca del nido. No se observaron nidos abandonados en la etapa de pichones por otras causas que no fueran

ectoparasitismo de larvas de *Philornis*. También se determinó si el fracaso del nido estuvo asociado a fuertes tormentas de viento y lluvia previas a la visita.



Figura 2.7. Huevos de Cardenal Común depredados dentro del nido (izquierda) y pichón depredado de 11 días de edad encontrado en el suelo debajo del nido (derecha).

Se consideró territorio al área donde una pareja reproductiva nidificaba y buscaba alimento durante la temporada de nidificación. A partir de los datos de algunas parejas anilladas (dos parejas en las que ambos individuos estaban anillados y cuatro parejas en donde sólo uno de los individuos estaba anillado), se pudo determinar que la misma pareja realizó más de un intento de nidificación dentro del territorio. En otras parejas en donde sólo se pudo delimitar un territorio pero ninguno de los individuos se encontraba anillado, se estimó el número de intentos reproductivos de forma indirecta a partir del inicio de nuevos nidos dentro del territorio luego de que un nido fallara o los pichones abandonaran exitosamente el nido.

DATOS DEL ÁRBOL-NIDO Y DE SU ENTORNO

El registro de los datos de la vegetación en los alrededores del nido se realizó a tres escalas de análisis diferentes: 1) árbol-nido, 2) entorno cercano al árbol nido y 3) paisaje.

A escala de árbol-nido se registró la especie arbórea utilizada como soporte del nido, la altura del árbol (calculada en metros desde el suelo hasta la rama más alta del árbol), el ancho máximo de la copa y su ancho perpendicular (metros). A partir de estos dos anchos se calculó la cobertura de la copa para cada árbol-nido (metros cuadrados) como el área de un círculo con diámetro igual al promedio entre los dos anchos. La

mayoría de los árboles presentaron varios fustes debido a su ramificación desde la base y por ese motivo no se tomó el diámetro del fuste como medida representativa del tamaño del árbol. Además, en cada árbol con nido se registró la altura a la que se encontraba el nido (metros), la distancia mínima del nido al borde de la copa (centímetros) y la orientación en grados del nido dentro de la copa con respecto al norte.

A escala de entorno cercano al árbol-nido se registró la cobertura de copas arbóreas en un área circular de 15 metros de radio centrada en el árbol-nido. Para este análisis se utilizaron imágenes QuickBird (5 m) extraídas de Google Earth (DGC 2008). Sobre estas imágenes se calculó la superficie de cada copa arbórea en los alrededores del nido utilizando el programa IDRISI Kilimanjaro 14.01 (Clark Labs 2003). Con el uso de este programa se obtuvo la cantidad de píxeles cuyos índices de reflectancia se correspondieron con el verde de las copas de los árboles (previa clasificación de los índices de reflectancia). La cobertura total de copas arbóreas en esta área se determinó a partir de la sumatoria de los píxeles correspondientes a copas de árboles.

A escala de paisaje se registró si el nido estaba ubicado en el interior del cordón boscoso paralelo al río (interior), en el borde del cordón (borde) o en los parches de bosque aislados separados del cordón por extensas áreas de pastizal (parche).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Arturi, M. F. y J. F. Goya. 2004. Estructura, Dinámica y Manejo de los talares del NE de Buenos Aires. En Arturi, M. F., J. L. Frangi y J. F. Goya (eds.). Ecología y manejo de los bosques de Argentina. Editorial de la Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.
- Astíe, A. A. y J. C. Rebores. 2006. Costs of egg punctures and Shiny Cowbird parasitism on Creamy-bellied Thrush reproductive success. *Auk* 123: 23–32.
- Bilenca, D. N. y F. O. Miñarro. 2004. Identificación de las áreas valiosas de pastizal en las pampas y campos de Argentina, Uruguay y sur de Brasil. Fundación Vida Silvestre Argentina. Buenos Aires, Argentina.
- Cabrera, A. I. y A. Willink. 1980. Biogeografía de América Latina. OEA. Serie Biología. Monografía no. 13. Washington, Estados Unidos de América.
- Cavallotto, J. L. 2002. Evolución holocena de la llanura costera del margen sur del Río de la Plata. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 57: 376–388.

- Clark Labs, 2003. Idrisi Kilimanjaro. GIS software package. Clark Labs, Worcester, Massachuset, Estados Unidos de América.
- De Fina, A. 1974. El clima de la República Argentina. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería 2: 87–103.
- DGC. 2008. Digital Globe Coverage. Google Earth. Disponible online en <http://www.earth.google.es/> Acceso el 14 de septiembre de 2010.
- Goya, J., G. Placci, M. Arturi y A. Brown. 1992. Distribución y características estructurales de los Talaes de la Reserva de Biosfera Parque Costero Sur. Revista de la Facultad de Agronomía 68: 53–64.
- Hoy, G. y H. Ottow. 1964. Biological studies on the Molothrini cowbirds (Icteridae) of Argentina. Auk 81: 186–203.
- Isler, M. L. y P. R. Isler. 1999. The Tanagers: natural history, distribution, and identification. Smithsonian Institution Press, Washington, Estados Unidos de América.
- Martin, T. E. y G. R. Geupel. 1993. Nest-monitoring plots: methods for locating nests and monitoring success. Journal of Field Ornithology 64: 507–519.
- Massoni, V. y J. C. Reboreda. 1999. Egg puncture allows Shiny Cowbirds to assess host egg development and suitability for parasitism. Proceedings of the Royal Society of London B 266: 1871–1874.
- Mayfield, H. F. 1975. Suggestions for calculating nest success. Wilson Bulletin 87: 456–466.
- Muriello, S., S. Arditi, J. Goya, G. Placci, A. Relva, D. Ramadori y A. Brown. 1989. El Parque Costero del Sur como Reserva Mundial de la Biosfera. III Jornadas Regionales de Medio Ambiente. La Plata, Buenos Aires, Argentina.
- Pagano, L. G. y E. Mérida. 2009. Aves del Parque Costero del Sur. En Athor J (ed.) Parque Costero del Sur – Naturaleza, conservación y patrimonio cultural. Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Buenos Aires, Argentina.
- Parodi, L. 1940. Distribución geográfica de los talaes de la Provincia de Buenos Aires. Darwiniana 4: 33–56.
- SMN, 2010. Servicio Meteorológico Nacional, Estadísticos del clima. Disponible online en <http://www.smn.gov.ar/?mod=clima&id=30&provincia=Buenos%20Aires&ciudad=Punta%20Indio%20B.A/> Acceso 24 de septiembre de 2010.

Vervoorst, F. 1967. La vegetación de la República Argentina VII. Las comunidades vegetales de la depresión del Salado. Provincia de Buenos Aires. INTA Serie Fitogeográfica 7: 1–262.

CAPÍTULO 3

SITIOS DE NIDIFICACIÓN

RESUMEN

El éxito reproductivo de las aves que nidifican sobre árboles puede estar influenciado por la especie y tamaño del árbol soporte, la vegetación en el entorno o la ubicación del nido dentro de la copa. El Cardenal Común utiliza los Talaes del norte de la provincia de Buenos Aires como sitio de alimentación y nidificación. Estos bosques presentan un patrón heterogéneo en su composición y distribución, ofreciendo a los cardenales distintos sitios donde colocar sus nidos. El objetivo de este capítulo es caracterizar los sitios de nidificación del Cardenal Común (especie arbórea, tamaño de los árboles, cobertura del entorno, posición del nido dentro de la copa y sectores del bosque usados para construir los nidos) y comparar estos sitios con la disponibilidad en el ambiente. Los cardenales utilizaron para nidificar casi exclusivamente a los árboles de Tala y Coronillo. En el inicio de la temporada se observó una mayor proporción de Coronillos como árboles-nido, mientras que hacia el final utilizaron más los Talas. La frecuencia de nidificación fue mayor en Talas que en Coronillos, aunque se observaron nidos sobre Coronillos aún en áreas dominadas por Talas. La frecuencia de nidificación fue mayor en árboles más altos, con mayor cobertura de copa y con mayor cobertura arbórea en su entorno. Los nidos se ubicaron más cerca de la periferia de la copa y en orientaciones más expuestas a los vientos predominantes en los Coronillos, árboles que presentan follaje más denso que los Talas. Los resultados indican que la ubicación del nido dentro de la copa tendería a un equilibrio entre el ocultamiento-protección frente a potenciales depredadores y una adecuada ventilación del nido. Las variaciones en la estructura y composición del bosque aparecieron como factores de importancia para la selección de los sitios de nidificación, dado que se utilizaron selectivamente a los Talas y se seleccionaron, para ambas especies de árboles individuos de mayor tamaño y mayor cobertura arbórea en su entorno. La conservación de porciones de bosque con estas

características resulta relevante para la disponibilidad de los sitios seleccionados por el cardenal para nidificar.

INTRODUCCIÓN

La localización del nido de las aves tiene una influencia importante en la probabilidad de supervivencia de la nidada (Caccamise 1977, Martin y Roper 1988, Kelly 1993, Gjerdrum y col. 2005). La elección de un sitio específico para nidificar en un ambiente heterogéneo debería llevar a las aves a maximizar su éxito reproductivo (Martin y Li 1992). La depredación (Marzluff y Balda 1992, Martin 1993, Martin y col. 2000, Liebezeit y George 2002, Bradley y Marzluff 2003) y las condiciones climáticas adversas (Alonso y col. 1991, Martin 1993, Burhans y col. 2002) son consideradas las causas más importantes en la disminución del éxito reproductivo. La disponibilidad de árboles adecuados y la ubicación de los nidos dentro de la copa han sido identificadas como dos características relevantes para la reproducción exitosa de varias especies de aves (Martin y Roper 1988, Kelly 1993, Misenhelter y Rotenberry 2000, Lusk y col. 2003, Pidgeon y col. 2003).

Muchos trabajos han documentado diferencias en la frecuencia de nidificación entre árboles de distintas especies, alturas, coberturas y fenologías. A modo de ejemplo, Alonso y col. (1991) encontraron que *Cyanopica cyana* selecciona árboles de mayor altura y con follaje más denso en bosques de España con respecto a otras especies arbóreas presentes en el área. En forma semejante, Wilson y Cooper (1998) encontraron mayor frecuencia de nidificación de *Empidonax virescens* sobre árboles más altos y con mayor tamaño de copa en bosques de Norteamérica y Murphy (1983) encontró que los nidos de *Tyrannus tyrannus* de Norteamérica colocados a una altura intermedia y a una distancia intermedia entre el centro y el borde de la copa del árbol fueron los nidos más exitosos y que estos sitios fueron justamente los más utilizados. Por su parte, Martin y Roper (1988) encontraron que una especie de Zorzal de Norteamérica (*Catharus guttatus*) selecciona sitios para nidificar con mayor abundancia de una especie vegetal en particular y concluyeron que esta mayor cobertura en las proximidades del nido determina un mayor éxito reproductivo. Sin embargo, para otros autores la selección de una especie arbórea o un sitio en particular dentro del bosque no siempre está relacionada con el aumento del éxito reproductivo. Mezquida y Marone (2001a) indicaron que algunas especies de aves de bosques secos de Argentina nidificaron

selectivamente sobre algunas especies arbóreas, pero la menor tasa de depredación se observó sobre otra especie poco utilizada para la nidificación. Misenhelter y Rotenberry (2000), por su parte, encontraron que *Amphispiza belli* en Norteamérica tuvo mayor frecuencia de nidificación en zonas en las que sus nidos fueron menos exitosos.

Árboles más altos, con follajes más densos y mayores copas proporcionarían un mayor ocultamiento y una menor accesibilidad al nido por parte de los depredadores. Una cobertura abundante de follaje en las cercanías del nido estaría también asociada con la ventaja de protección térmica (Murphy 1985, Sakai y Noon 1991). Sin embargo, Liebezeit y George (2002) hallaron que no siempre la especie de árbol más frondosa es seleccionada para nidificar. Las características de la vegetación en el entorno también son importantes en la probabilidad de éxito de la nidada, principalmente protegiendo y ocultando a los nidos de los depredadores (Martin y Roper 1988, Kelly 1993, Howlett y Stutchbury 1996, Liebezeit y George 2002, Winter y col. 2005, Rangel-Salazar 2008, Kerns y col. 2010).

El cardenal utiliza los Talaes del noreste de la provincia de Buenos Aires como sitio de alimentación y nidificación. La masa forestal en estos bosques presenta un patrón heterogéneo, ofreciendo a los cardenales distintos sitios donde establecer sus territorios y ubicar sus nidos. Entre los potenciales depredadores terrestres para este tipo de bosques se pueden mencionar a las comadreja (*Didelphis albiventris*), hurones (*Galictis cuja*), culebras (*Philodryas* spp.) y roedores. Algunos de los potenciales depredadores aéreos en estos bosques son los Chimangos (*Milvago chimango*), Pirinchos (*Guira guira*), halcones (*Falco sparverius* y *F. femoralis*) y eventualmente Benteveos (*Pitangus sulfuratus*) y Chincheros (*Dendrocolaptes angustirostris*).

En este sitio de estudio el bosque está dominado principalmente por Talas y Coronillos (Fig. 3.1), especies que difieren notoriamente en su fenología y morfología (Arturi 1997). El Tala es una especie caducifolia y presenta follaje menos denso que el Coronillo, que es una especie perennifolia y con copas arbóreas por lo general muy frondosas (Fig. 3.1). Estos Talaes presentan sectores con dominancia de Tala, de Coronillo, o codominancia de ambas especies (ver Área de Estudio en Capítulo 2). Además, existen diferencias estructurales entre bosques que fueron recientemente intervenidos y aquellos que no lo fueron, como la altura y cobertura de las especies arbóreas presentes (Arturi y Goya 2004).



Figura 3.1. Ejemplar de Tala (izquierda) y Coronillo (derecha) en la estancia La Matilde.

El objetivo de este capítulo es identificar las características de los sitios de nidificación del Cardenal Común y compararlos con la disponibilidad de sitios en el ambiente. Los objetivos particulares son: 1) describir el sitio seleccionado para nidificar en relación a la especie de árbol, altura del árbol, tamaño de copa del árbol-nido, altura del nido, distancia del nido al borde de la copa, orientación del nido dentro de la copa, cobertura arbórea en los alrededores del nido y características del sitio de nidificación en una escala de paisaje, 2) analizar las tendencias temporales en las características de los sitios de nidificación, 3) evaluar la selección por especie arbórea, tamaño de los árboles y cobertura en el entorno y 4) evaluar las diferencias en la ubicación del nido dentro de la copa en relación a la especie arbórea seleccionada. En este contexto se trabajará sobre tres hipótesis: 1) los cardenales son selectivos en el uso de la especie arbórea para construir el nido, 2) los árboles de mayor altura, tamaño de copa y cobertura en el entorno son seleccionados para nidificar debido a que reducen las tasas de depredación de nidos y 3) los nidos son contruidos a mayor distancia del borde de la copa en árboles con follaje poco denso debido a que las posiciones poco profundas en la copa los deja más expuestos a los depredadores aéreos.

MÉTODOS

Característica del sitio de nidificación

Para este análisis se utilizaron los datos de tres temporadas reproductivas (108 nidos en 2005-2006, 120 nidos en 2006-2007 y 120 nidos en 2007-2008) en las que la intensidad en la búsqueda de nidos fue constante a lo largo de la temporada (ver

Búsqueda y monitoreo de nidos en Capítulo 2). En los resultados se indica el valor promedio y el error estándar (EE). En los casos en los que las variables presentaron distribuciones claramente alejadas de la normalidad se eligieron pruebas no paramétricas, que en estas condiciones resultan más confiables que las paramétricas y pueden presentar similar potencia (Zar 1999). Los análisis estadísticos fueron realizados con el programa STATISTICA 7.0. Las pruebas a posteriori se realizaron con el método de Tukey ($\alpha = 0,05$). Para cada nido encontrado se registraron las características del sitio seleccionado para nidificar en dos escalas diferentes:

a) *Árbol-nido y entorno cercano al nido*: en una pequeña escala se registró la especie arbórea utilizada como sustrato para construir el nido y algunas características físicas del árbol-nido como la altura y la cobertura de la copa. En relación con el nido, se registró además la altura a la que se encontraba, distancia al borde de la copa y orientación con respecto al norte (ver Datos del árbol-nido y de su entorno en Capítulo 2). En los alrededores del nido se registró la cobertura arbórea como el porcentaje de copas de árboles en un área circular de 15 metros de radio centrada en el nido (ver Datos del árbol-nido y de su entorno en Capítulo 2).

Se evaluaron las diferencias entre años en la frecuencia de utilización de la especie arbórea con una prueba de chi-cuadrado tomando como variable el número de nidos en cada especie arbórea. Para ver si la especie arbórea varió a lo largo de la temporada se dividió a la temporada en cuatro periodos correspondientes a los meses de octubre (día de inicio del primer nido: 5 de octubre, $n = 56$), noviembre ($n = 127$), diciembre ($n = 99$) y enero-febrero (día de inicio del último nido: 16 de febrero, $n = 85$). Las diferencias en la frecuencia de uso de árboles-nido entre periodos se estimaron con una prueba de chi-cuadrado tomando como variables el número de nidos en cada especie y los cuatro periodos dentro de la temporada.

Para evaluar la existencia de patrones en la orientación del nido se utilizó la prueba de Rayleigh para datos circulares que contrasta la hipótesis nula de distribución uniforme contra la alternativa de unimodalidad (Agostinelli 2005). Las diferencias entre años en la orientación del nido se midieron con una prueba de chi-cuadrado (construyendo una matriz de 4x3 con las cuatro orientaciones cardinales y los tres años). Las variaciones en la orientación del nido a lo largo de la temporada se midieron con una prueba de chi-cuadrado (construyendo una matriz de 4x4 con las cuatro

orientaciones cardinales y los cuatro periodos: octubre, noviembre, diciembre y enero-febrero).

Para el resto de las variables (altura del árbol, cobertura de copa, altura del nido, distancia del nido al borde de la copa y cobertura en los alrededores del nido), las diferencias entre años se calcularon con una prueba de Kruskal-Wallis tomando como factor al año y como variables dependientes los valores de la altura del árbol, cobertura de copa, altura del nido, distancia del nido al borde de la copa y cobertura en los alrededores del nido. Las variaciones a lo largo de la temporada se calcularon con una correlación de Spearman.

La evaluación de cambios entre años y a lo largo de la temporada para todas estas variables tiene en esta sección un carácter meramente descriptivo, tendiendo a observar si existe homogeneidad para dichas variables.

b) Paisaje: en una escala de análisis mayor se registró si el nido estaba ubicado en el interior del cordón (interior), en el borde (borde) o en parches de bosque aislados separados del cordón por áreas de pastizal (parche). Las diferencias entre años y sitios se estimaron con pruebas de chi-cuadrado (construyendo una matriz de 3x3 con los tres sitios y los tres años). Las variaciones a lo largo de la temporada se estimaron con una prueba de chi-cuadrado (construyendo una matriz de 3x4 con los tres sitios y los cuatro periodos: octubre, noviembre, diciembre y enero-febrero definidos anteriormente).

Selección de sitios de nidificación y de la especie arbórea

Los muestreos se llevaron a cabo desde octubre de 2005 a enero de 2006. Se establecieron dos áreas de bosque previamente reconocidas como: 1) con dominancia de Coronillo (más del 60% de los árboles presentes en el área fueron Coronillos) y 2) con dominancia de Tala (más del 60% de los árboles presentes en el área fueron Talas), de aproximadamente 40 ha cada una donde se realizó la búsqueda de nidos. En cada una de estas áreas se seleccionaron 25 árboles en los que había un nido activo y 25 árboles tomados al azar con el fin de evaluar las particularidades de los árboles con nido respecto de los disponibles. Los 25 árboles al azar (sin nido) se establecieron tomando coordenadas geográficas aleatorias que fueron localizados en el terreno mediante el uso de posicionadores satelitales. Se escogió el árbol más cercano a cada punto que fuese potencialmente utilizable como árbol-nido. Se consideró que esas condiciones eran una altura mayor a 2 m y más de 12 cm de diámetro del tronco a 50 cm de altura desde el

suelo (ya que no hubo ningún nido en árboles con esas características). En el área con dominancia de Tala, los 25 árboles con nido se seleccionaron al azar entre los 43 nidos encontrados, mientras que en el área con dominancia de Coronillos se seleccionaron al azar entre los 29 encontrados.

Para caracterizar a cada árbol se registró la especie, altura y cobertura de la copa (ver Datos del árbol-nido y de su entorno en Capítulo 2). En un área circular de 100 m^2 (radio = 5,6 m), centrada en los árboles-nido o en los árboles al azar, se determinó la cobertura de las copas arbóreas a partir de la sumatoria de las coberturas individuales de cada árbol presente en la parcela. En los 50 árboles con nido se registró, además, la altura del nido, distancia del nido al borde de la copa y la orientación del nido respecto del norte (ver Datos del árbol-nido y de su entorno en Capítulo 2).

Para analizar las diferencias en la frecuencia de nidificación sobre cada especie arbórea en cada sector de bosque, se utilizaron pruebas de chi-cuadrado comparando las frecuencias de cada especie en los 25 árboles-nido con aquellas de los 25 árboles al azar. Con una finalidad descriptiva se graficaron los valores medios de la altura del árbol, cobertura de copa y cobertura arbórea en el entorno (100 m^2) para los árboles de cada especie con nido y al azar. Se realizaron regresiones logísticas para determinar la incidencia de características del árbol (altura y cobertura de copa) y de su entorno (cobertura arbórea en las parcelas de 100 m^2) sobre la probabilidad de ser seleccionado como árbol nido. Este análisis se llevó a cabo para cada especie arbórea por separado utilizando como variable binaria dependiente árboles con nido (1) y árboles al azar (0). En la regresión se incluyeron las tres variables predictoras indicadas utilizando la prueba de Wald para evaluar la significancia de las variables que constituyeron una medida conservadora (Menard 1995). Esta regresión múltiple permitió determinar la contribución de cada variable que no estuvo compartida con las demás debido a correlaciones entre ellas.

En estos nidos se comparó la altura del nido y la distancia media del nido al borde de la copa entre Talas y Coronillos utilizando pruebas de Mann Whitney. Para evaluar la relación entre la altura del nido y la altura del árbol así como entre la distancia al borde de la copa y el ancho de la copa se utilizaron correlaciones de Spearman para Talas y Coronillos por separado. Con la finalidad de evaluar la existencia de patrones en la orientación del nido dentro de la copa, se utilizó la prueba de Rayleigh para datos circulares que contrasta la hipótesis nula de distribución uniforme contra la alternativa de unimodalidad (Agostinelli 2005).

RESULTADOS

Características del sitio de nidificación

a) Árbol-nido y entorno: los cardenales utilizaron sólo tres especies arbóreas nativas: Tala, Coronillo y Molle. El 68% ($n = 249$ nidos) fue construido sobre Talas, 30% ($n = 111$ nidos) sobre Coronillos y 2% ($n = 7$) sobre Molles. No se encontraron diferencias entre años en las frecuencias de utilización de árboles-nido (prueba de chi-cuadrado; $\chi^2 = 7,4$, $df = 4$, $P = 0,11$). Debido a que la gran mayoría de los nidos fueron construidos sobre Tala y Coronillo (~98%), para analizar las diferencias en la frecuencia de la especie arbórea utilizada a lo largo de la temporada se excluyeron a los nidos construidos sobre Molle. La proporción en el uso de una u otra especie varió a lo largo de la temporada ($\chi^2 = 9,2$, $df = 3$, $P = 0,03$), indicando que hacia el final de la temporada utilizan menor proporción de Coronillos que en el inicio de la temporada (Fig. 3.2).

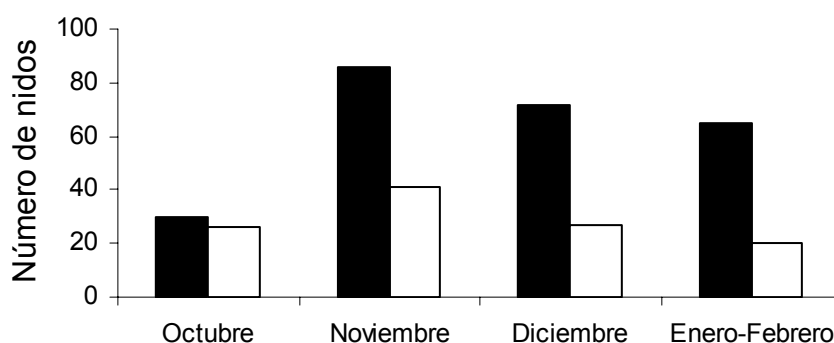


Figura 3.2. Número de nidos de Cardenal Común construidos en Talas (barras negras) y Coronillos (barras blancas) en relación al momento de la temporada reproductiva. Los datos corresponden a nidos encontrados en las temporadas reproductivas 2005-2006, 2006-2007 y 2007-2008.

En el interior de la copa del árbol, la orientación en grados con respecto al norte no fue diferente de una distribución al azar (Media circular 165° , Rayleigh = 0,12, $P = 0,15$). El 18% ($n = 66$ nidos) de los nidos se ubicó en el cuadrante norte del árbol, el 25% ($n = 93$ nidos) en el este, el 23% ($n = 85$ nidos) en el sur, el 19% ($n = 69$) en el oeste y el 15% ($n = 54$ nidos) se ubicó hacia arriba en la parte superior-central de la

copa del árbol. La orientación no varió entre años (prueba de chi-cuadrado; $\chi^2 = 10,1$, $df = 6$, $P = 0,12$) ni a lo largo de la temporada reproductiva ($\chi^2 = 9,1$, $df = 9$, $P = 0,44$).

La altura del nido y la distancia al borde de la copa difirieron significativamente entre años, mientras que la altura del árbol, cobertura de la copa y en los alrededores del nido no (Tabla 3.1). La altura del árbol y del nido y la distancia al borde de la copa variaron significativamente a lo largo de la temporada (Tabla 3.1). Las alturas del árbol y del nido se asociaron positivamente con la fecha de la temporada, mientras que la asociación con la distancia del nido al borde de la copa fue negativa (Tabla 3.1, Fig. 3.3).

Tabla 3.1. Valores promedios \pm ES, valores mínimos y máximos, diferencias entre años y a lo largo de la temporada de la altura del árbol, cobertura de copa, altura del nido, distancia al borde de la copa y cobertura en los alrededores del nido para 367 nidos de Cardenal Común en la Estancia La Matilde. Se indica el estadístico de Kruskal-Wallis (Año) y de la correlación de Spearman (Momento de la temporada) y los valores de la probabilidad (P).

	Promedio	Rango	Año		Momento de la temporada	
	\pm ES		H_2	P	ρ	P
Altura del árbol (m)	6,2 \pm 0,07	3,2-10,5	1,53	0,47	0,14	0,007 *
Cobertura de copa (m ²)	42,2 \pm 1,4	2,4-148,5	2,28	0,32	0,09	0,08
Altura del nido (m)	3,7 \pm 0,06	1,5-7,7	7,62	0,02 *◇	0,2	0,000 *
Distancia al borde (cm)	59,2 \pm 2	15-260	32,94	0,000 *●	-0,19	0,000 *
Cobertura en el entorno	39,8 \pm 0,9	5,2-89,2	3,09	0,21	0,01	0,85

* diferencias significativas

◇ 2005-2006: 3,4 \pm 0,1; 2006-2007: 3,7 \pm 0,1; 2007-2008: 3,9 \pm 0,1; contraste significativo 2005-2006 y 2007-2008: $P = 0,02$.

● 2005-2006: 44,8 \pm 2,9; 2006-2007: 64,4 \pm 3; 2007-2008: 66 \pm 3,9; contrastes significativos 2005-2006 y 2006-2007: $P < 0,001$; 2005-2006 y 2007-2008: $P < 0,001$.

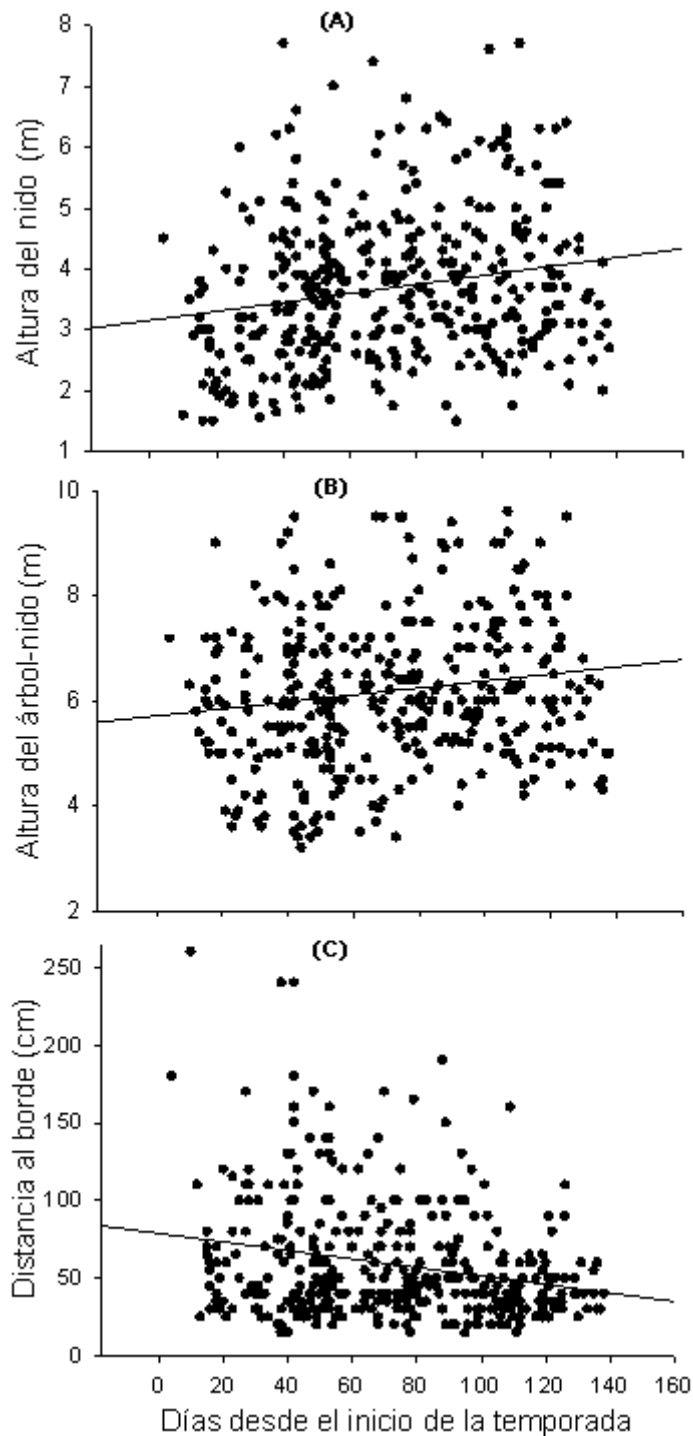


Figura 3.3. Relación entre la fecha de la temporada reproductiva en que se inició el intento reproductivo y la altura del nido (A), del árbol-nido (B) y la distancia del nido al borde de la copa (C) para 367 nidos de Cardenal Común en la Estancia La Matilde correspondientes a las temporadas 2005-2006, 2006-2007 y 2007-2008. Las rectas indican el tipo de asociación (positiva o negativa) entre las variables.

b) Paisaje: El 16% de los nidos ($n = 58$) fue construido en el interior de los cordones de bosque, el 61% ($n = 223$ nidos) sobre el borde de estos cordones y el 24% ($n = 86$ nidos) sobre parches de vegetación aislados. No hubo diferencias entre años respecto al sitio en donde construyeron los nidos (prueba de chi-cuadrado; $\chi^2 = 2,9$, $df = 4$, $P = 0,57$) ni tampoco a lo largo de la temporada reproductiva ($\chi^2 = 3,9$, $df = 6$, $P = 0,68$).

Selección de sitios de nidificación y de la especie arbórea

Los árboles tomados al azar dentro de cada una de las áreas del bosque (25 árboles en el área con dominancia de Tala y 25 en el área con dominancia de Coronillo) no incluyeron árboles con un nido activo. De los 25 nidos observados en el área con dominancia de Tala, el 84% ($n = 21$) se encontraba sobre Talas y el 16% ($n = 4$) sobre Coronillos, encontrándose idénticas frecuencias entre los 25 árboles tomados al azar (Fig. 3.4 A). En el área dominada por Coronillo, el 52% de los nidos ($n = 13$) se encontraba sobre Coronillos y el 48% ($n = 12$) sobre Talas, cuando entre los 25 árboles tomados al azar las frecuencias de una y otra especie fueron 88% y 8%, respectivamente (el 4% restante correspondió a un único individuo de Molle, Fig. 3.4 B). La frecuencia de nidos en una u otra especie no fue distinta a la esperada por azar en el área dominada por Tala (prueba de chi-cuadrado; $\chi^2 = 0$, $df = 1$, $P = 1$), pero sí fue significativamente distinta en el área dominada por Coronillo ($\chi^2 = 9,44$, $df = 1$, $P = 0,002$).

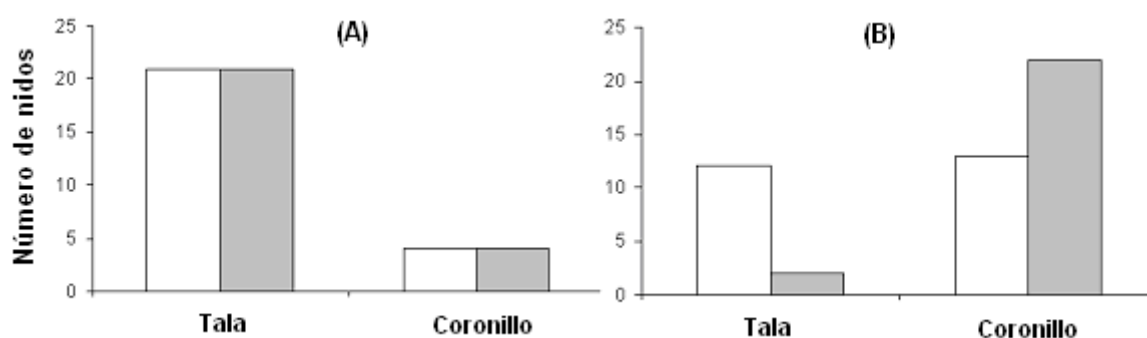


Figura 3.4. Las barras blancas indican el número de nidos de Cardenal Común por especie arbórea en áreas de bosque con dominancia de Tala (A) y Coronillo (B). Las barras grises indican el número de árboles de cada especie en las muestras de árboles tomados al azar en áreas de bosque con dominancia de Tala (A) y Coronillo (B).

Los Talas que portaron un nido activo ($n = 33$) tuvieron una altura promedio de $6,1 \pm 0,2$ m (rango = 3,5-9 m), una cobertura de copa de $32,9 \pm 4,1$ m² (rango = 3-95

m²) y una cobertura arbórea en el entorno de $68,3 \pm 8,8 \text{ m}^2$ (rango = 0-202 m²). Por su parte, los valores en Coronillos ($n = 17$) fueron de $5,2 \pm 0,3$ (rango = 3,7-8) para altura, $31,9 \pm 4,1 \text{ m}^2$ (rango = 10-64 m²) para cobertura de copa y $56 \pm 10,1 \text{ m}^2$ (rango = 0-138 m²) para cobertura del entorno (Figs. 3.5 y 3.6).

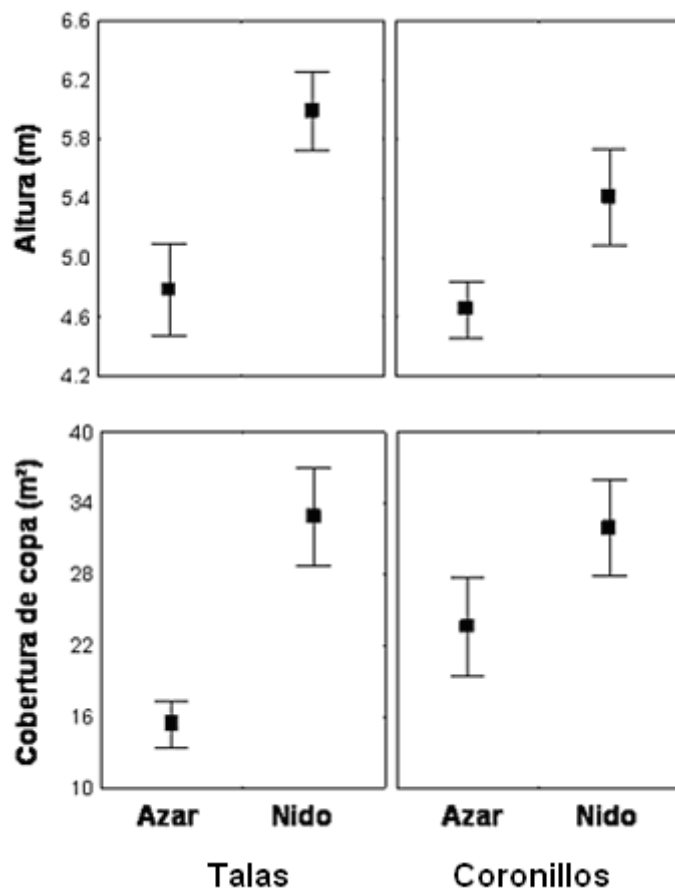


Figura 3.5. Altura y cobertura individual de la copa de los árboles tomados al azar (Azar) y árboles con nido de Cardenal Común (Nido) analizados independientemente para Talas y Coronillos. Se indica la media y el error estándar.

Los Talas tomados al azar ($n = 23$) tuvieron una altura promedio de $4,8 \pm 0,3 \text{ m}$ (rango = 3-7,5 m), una cobertura de copa de $15,3 \pm 1,9 \text{ m}^2$ (rango = 4-41 m²) y una cobertura arbórea en el entorno de $51,1 \pm 9 \text{ m}^2$ (rango = 6-173 m²), mientras que en los Coronillos ($n = 26$) los promedios fueron de $4,6 \pm 0,2 \text{ m}$ (rango = 2,5-6,5 m), $19,8 \pm 1,8 \text{ m}^2$ (rango = 7-44 m²) y $22,9 \pm 4,9 \text{ m}^2$ (rango = 0-85 m²) para altura, cobertura de copa y cobertura en el entorno, respectivamente (Figs. 3.5 y 3.6).

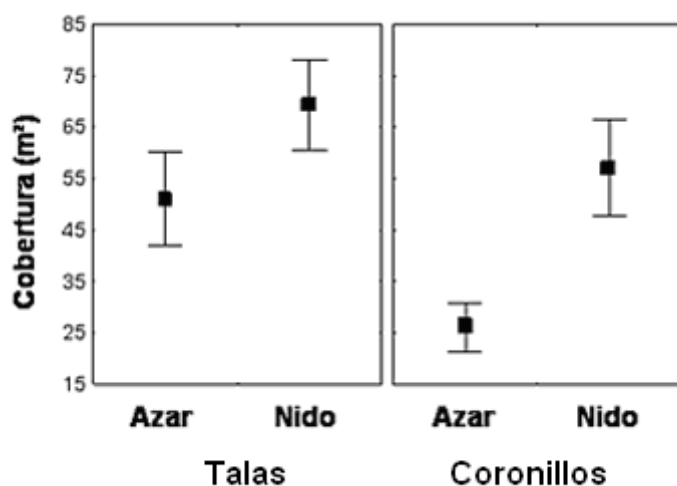


Figura 3.6. Cobertura arbórea en el entorno (100 m²) de los árboles tomados al azar (Azar) y árboles con nido de Cardenal Común (Nido) analizados independientemente para Talas y Coronillos. Se indica la media y el error estándar.

Entre los árboles tomados al azar, los Coronillos presentaron mayor cobertura de copa que los Talas, mientras que los Talas presentaron mayor cobertura en el entorno que los Coronillos. Esas diferencias entre especies no se apreciaron en los árboles con nido. Tanto en Talas como en Coronillos los árboles con nido fueron más altos (prueba de Mann Whitney; Tala: $U = 222$, $P = 0,009$; Coronillo: $U = 147$, $P = 0,05$), con mayor cobertura de copa (Tala: $U = 247$, $P = 0,03$; Coronillo: $U = 141$, $P = 0,04$) y mayor cobertura en el entorno (Tala: $U = 180$, $P = 0,001$; Coronillo: $U = 117$, $P = 0,01$) que los árboles al azar (Figs. 3.5 y 3.6). Sin embargo, entre los Talas la regresión logística indicó que la cobertura de copa del árbol resultó la única variable significativa en el modelo (Tabla 3.2). Dicha variable clasificó correctamente un 70% de los árboles con nido y al azar. En Coronillo la cobertura en el entorno del árbol resultó cercana al límite de significancia y la cobertura de la copa fue claramente no significativa. Al eliminar esta última variable del modelo las restantes quedaron cercanas al límite de significancia (Tabla 3.2). La clasificación de los casos mediante ese último modelo resultó en un porcentaje más alto de clasificaciones correctas para los árboles al azar (85%) que para los árboles nido (53%).

Tabla 3.2. Modelos de las regresiones logísticas de la variable binaria nido-azar (árbol nido = 1, árbol al azar = 0) sobre la cobertura de copa, la altura y la cobertura arbórea en el entorno (100 m²) de cada árbol. GL son los grados de libertad, W es el estadístico de Wald, P es el valor de la probabilidad del estadístico de Wald.

Especie		GL	W	P
Tala	Ordenada al origen	1	2.90	0.0886
	Copa	1	4.31	0.0379
	Altura	1	0.31	0.5763
	Entorno	1	0.20	0.6543
	Ordenada al origen	1	4.43	0.0353
	Copa	1	7.62	0.0058
	Ordenada al origen	1	4.91	0.0267
	Copa	1	0.06	0.8086
Coronillo	Altura	1	1.87	0.1711
	Entorno	1	3.64	0.0564
	Ordenada al origen	1	5.50	0.0190
	Entorno	1	3.61	0.0573
	Altura	1	3.09	0.0789
	Ordenada al origen	1	4.91	0.0267
	Copa	1	0.06	0.8086

La altura promedio de los nidos ubicados en Coronillos fue de $3,48 \pm 0,25$ m, mientras que en Talas fue de $3,92 \pm 0,22$ m y no difirieron significativamente (prueba de Mann Whitney; $U = 231$, $P = 0,31$). La altura del nido se correlacionó positivamente con la altura total del árbol para los nidos ubicados en ambas especies (correlación de Spearman; Coronillo: $\rho = 0,56$, $P = 0,02$; Tala: $\rho = 0,6$, $P < 0,01$).

La distancia del nido al borde de la copa del árbol fue de $69,1 \pm 9,7$ cm en Talas y de $37,7 \pm 4,3$ cm en Coronillos, siendo significativamente mayor en Tala (prueba de Mann Whitney; $U = 182$, $P = 0,04$). Esta medida de la profundidad del nido dentro de la copa no estuvo correlacionada, en ninguna de las dos especies, con el ancho de copa (correlación de Spearman; Talas: $\rho = 0,15$, $P = 0,41$; Coronillos: $\rho = 0,24$, $P = 0,34$) ni con la altura del árbol (Talas, $\rho = 0,1$, $P = 0,58$; Coronillos, $\rho = 0,2$, $P = 0,43$).

Tabla 3.3. Frecuencias observadas y esperadas de nidos de Cardenal Común en la Estancia La Matilde según la orientación del nido dentro de la copa del árbol.

Orientación	Tala		Coronillo	
	Observados	Esperados	Obseados	Esperados
Norte	11	8,25	2	4,25
Este	7	8,25	11	4,25
Sur	5	8,25	2	4,25
Oeste	10	8,25	2	4,25

En la Tabla 3.3 se resumen las frecuencias de nidos dentro de la copa por orientación cardinal. Los nidos ubicados sobre Talas presentaron una orientación similar a la esperada por azar (prueba de Rayleigh; Media Circular = 330° , Rayleigh = 0,24, $P = 0,14$), mientras que los nidos en Coronillos presentaron una orientación preferencial hacia el este (Media Circular = 99° , Rayleigh = 0,45, $P = 0,03$).

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos en este capítulo muestran que: 1) los cardenales fueron selectivos en el uso de árboles-nido, utilizando preferencialmente los Talas en comparación con los Coronillos, 2) en el inicio de la temporada utilizaron mayor proporción de Coronillo como árbol-nido mientras que hacia el final utilizaron mayor proporción de Tala, 3) los árboles utilizados para nidificar tuvieron una mayor altura, cobertura de copa y cobertura en el entorno que los árboles disponibles en la zona y 4) los nidos construidos sobre Coronillos se localizaron más cerca del borde de la copa en comparación con los nidos construidos sobre Talas.

Características de los sitios de nidificación

Los resultados descriptivos de los sitios de nidificación mostraron que los cardenales pueden construir el nido en árboles de diferentes tamaños, con diferentes coberturas de vegetación en los alrededores del nido y en sitios diversos a nivel paisajístico (interior o borde del cordón y parches aislados). Sin embargo, habiendo otras especies arbóreas en el área de estudio (ver Área de estudio en Capítulo 2), nidificaron casi exclusivamente sobre dos de las especies nativas: Talas y Coronillos. Si bien en este sitio en particular no son abundantes los árboles exóticos, es posible

encontrar algunas especies introducidas como Laurel, Mora, Crataegus, Paraíso, Ligustro, Eucalipto, Casuarina y Fresno (ver Área de estudio en Cap. 2). Sin embargo, en más de 400 nidos monitoreados a lo largo de cinco temporadas reproductivas no se registró ningún nido construido sobre especies exóticas. El uso casi exclusivo de estas dos especies nativas contrasta con los resultados encontrados por Banchs y Fraga (1994) en el bosque chaqueño, en donde los cardenales utilizaron una gran variedad de árboles para construir sus nidos. En el mismo sentido, De la Peña (2005) también encontró que en el centro de Argentina los cardenales nidificaron en una gran variedad de árboles y que algunos de ellos fueron exóticos (Eucalipto, Acacia Negra *Gleditsia triacanthos*, Casuarina y cítricos *Citrus* spp.). Por otra parte, Di Giacomo (2005) también indicó que el cardenal utilizó especies exóticas como la Rosa China (*Hibiscus rosa-sinensis*), ficus (*Ficus* sp.) y cítricos para nidificar en bosques del norte de Argentina.

La frecuencia en el uso de Talas y Coronillos varió a lo largo de la temporada reproductiva, siendo el Coronillo proporcionalmente más utilizado al comienzo (octubre-noviembre) que hacia el final de la temporada (enero-febrero). Esto podría deberse a las diferencias en la abundancia de follaje entre las dos especies a lo largo de la temporada reproductiva. El Tala es una especie caducifolia que hasta noviembre-diciembre no cuenta con el follaje completo en sus copas, mientras que el Coronillo es una especie perennifolia con copas por lo general muy frondosas desde el inicio de la temporada. La necesidad de ocultar el nido de los depredadores y de protegerlo de las condiciones climáticas adversas (Martin 1993) llevaría a los cardenales a utilizar en mayor proporción a los Coronillos al inicio de la temporada. En el mismo sentido, hacia el final de la temporada los nidos se ubicaron más periféricamente en la copa del árbol, posiblemente debido a que los Talas ya tienen el follaje completo y se lograría el resguardo del nido en posiciones menos profundas dentro de la copa. La altura del nido y del árbol-nido se correlacionaron positivamente con el momento de la temporada reproductiva, indicando que hacia el final de la temporada utilizan árboles más altos y ubican los nidos a mayor altura que en el principio de la temporada. Teniendo en cuenta que los Talas que portan nidos son en general más altos que los Coronillos (ver arriba), la explicación podría estar en el aumento de la frecuencia en el uso de Talas hacia el final de la temporada.

Selectividad entre especies arbóreas y entorno

En el área dominada por Coronillos, la nidificación sobre Talas fue más frecuente que lo esperado por azar. Este resultado indica una selección positiva por los Talas en el área de Coronillo. A diferencia, en el área dominada por Talas la frecuencia de nidos en esta especie no fue distinta de la esperada por azar, indicando que a pesar de la selectividad hacia los Talas, pueden nidificar sobre Coronillos aún en áreas donde esta especie no está abundantemente representada. Fretwell y Lucas (1970) proponen que la elevada densidad poblacional llevaría a algunas aves a ocupar y utilizar sitios de nidificación que no son óptimos. Si bien no existen datos previos sobre densidades de cardenales en estos bosques, o incluso en otros tipos de bosques de Argentina, los primeros resultados sobre densidades de esta especie en Talaes (L. Segura, datos no presentados) indicarían valores relativamente elevados (~2,8 individuos por hectárea en la época reproductiva y 3,6 en la época no reproductiva). Además, debido a que el cardenal es una especie territorial (ver Búsqueda y monitoreo de nidos en Capítulo 2), el sitio utilizado para la nidificación por una pareja constituiría lo más ajustado a sus preferencias dentro del territorio al que pudo acceder. No se dispone de estimaciones del tamaño del territorio para el área estudiada, pero la elevada densidad poblacional nos hace suponer que aumentarían las restricciones a la selectividad impuestas por un territorio reducido.

Los resultados del Capítulo 7 indican que la especie arbórea no afectó significativamente la supervivencia de los nidos, aunque se pudo observar que las tasas de supervivencia diarias son menores en Talas que en Coronillos. Mientras que para algunos autores la selección de una especie arbórea en particular está relacionada con una disminución en las tasas de depredación (Martin y Roper 1988, Traylor y col. 2004) para otros la relación es inversa. Por ejemplo, Mezquida y Marone (2001a, b) indicaron que diferentes especies de aves de bosques secos de Argentina nidificaron selectivamente sobre algunas especies arbóreas, pero la menor tasa de depredación se observó sobre otra especie poco utilizada para la nidificación. En este caso en particular, es probable que la selectividad de los cardenales por los Talas esté más relacionada con las características estructurales de la planta en relación con la construcción del nido que con la disminución de la tasa de depredación.

Los árboles utilizados para la nidificación presentaron mayor altura, cobertura de copa y cobertura en el entorno que los árboles tomados al azar, pero la regresión logística indicó que no todas esas variables resultaron significativas como predictoras de la probabilidad de que un árbol sea seleccionado como árbol-nido. Las variables

incluidas en los modelos de regresión en cada especie resultan coherentes con lo observado en el análisis descriptivo. En el área estudiada, los Talas presentaron menor cobertura de copa que los Coronillos y esta resultó la variable más importante en la selección de los árboles-nido. Los Coronillos presentaron menor cobertura en el entorno que los Talas y esta variable fue la más importante en la selección de los árboles-nido sobre esa especie. Como consecuencia de esos procesos de selección, las diferencias entre especies arbóreas para la cobertura de copa y del entorno, resultaron menores en los árboles con nido que en los árboles al azar.

Los resultados hallados coinciden con los de otros estudios en aves que nidifican en nidos abiertos, en los que la selección de árboles de mayor tamaño se atribuye principalmente a un mayor ocultamiento del nido de los depredadores (Murphy 1983, Alonso y col. 1991, Filliater y col. 1994, Wilson y Cooper 1998). La utilización de áreas del bosque con mayor cobertura de vegetación concuerda con los trabajos de Murphy (1983), Martin y Roper (1988), Alonso y col. (1991), Kelly (1993), Liebezeit y George (2002) y Traylor y col. (2004), en los que encontraron que los nidos tienden a localizarse en áreas con mayor cobertura de la vegetación en el entorno. En algunos estudios, el efecto de la cobertura ha sido atribuido a una relación directa entre la cantidad de obstáculos a superar por parte de los potenciales depredadores para acceder al nido y el éxito en la reproducción (Kelly 1993). Una hipótesis predice que hay una disminución en los rangos de depredación en nidos con mayor vegetación en el entorno, ya que las tasas auditivas, olfativas y visuales se verían reducidas para el potencial predador (Martin 1993). En el capítulo 7 se observa que los nidos ubicados en sectores del bosque con mayor cobertura arbórea tuvieron mejores tasas de supervivencia diaria que los nidos en sectores menos cubiertos, aunque la altura del árbol no tuvo influencia en la supervivencia de los nidos.

Ubicación del nido dentro de la copa

Los nidos ubicados sobre Talas se encontraron a mayor distancia del borde de la copa que los ubicados sobre Coronillos. El hecho de que en los Coronillos los nidos sean ubicados más cerca del borde indicaría que la elevada densidad de follaje de esta especie permite el ocultamiento del nido a menor profundidad que en Talas. También podría existir una desventaja asociada a la ubicación muy alejada del borde relacionada con el acceso de predadores desde el tronco. Según Murphy (1983) y Alonso y col. (1991), los nidos a menor altura y en la zona central de la copa son más visibles y

accesibles para los depredadores del suelo, mientras que los nidos más expuestos en la periferia son de fácil acceso para depredadores del aire y también expuestos a las adversidades climáticas. Götmark y col. (1995) indicaron que existe un balance entre las ventajas de un mayor ocultamiento y la necesidad de mantener la visibilidad para detectar potenciales predadores, otros individuos de la propia especie o fuentes de alimento. Wilson y Cooper (1998) también proponen que existe un balance entre la ventaja de evitar depredadores terrestres colocando los nidos en la periferia de la copa y la desventaja de la exposición a las condiciones climáticas adversas. La localización del nido podría depender de la importancia relativa de todas esas ventajas y desventajas, que en el caso del cardenal resultan en la preferencia de la especie de follaje menos denso y posiciones periféricas dentro de la copa en caso de nidificar sobre la especie de follaje más denso. Es probable que los nidos en Talas sean ubicados en un sector de la copa con abundante cobertura de ramas y hojas y que se esta forma cubran la falta de cobertura que provee un árbol de follaje poco denso.

Los aspectos microclimáticos resultan también importantes en el éxito del nido, ya que para algunas especies de aves nidificar sobre árboles con mayor densidad de follaje significa una ventaja de protección térmica (Murphy 1985, Sakai y Noon 1991). Sin embargo, las posiciones más profundas dentro de la copa en una especie de follaje tan denso como los Coronillos podrían determinar desventajas microclimáticas como baja ventilación e iluminación. Estas condiciones podrían variar con la orientación de los nidos. En los nidos ubicados sobre Coronillos se observó una clara orientación preferencial hacia la dirección de los vientos predominantes, pero no se hallaron tendencias en los nidos ubicados sobre Talas. Esto podría sugerir que, en la selección de la especie arbórea y la localización de los nidos dentro de la copa, además de posibles comportamientos antipredatorios, podría existir una tendencia a evitar sitios con poca ventilación, ya que los nidos ubicados sobre la especie de follaje más denso se observan más cerca del borde y más expuestos a los vientos predominantes. La ventilación del nido podría incidir sobre la probabilidad de ocurrencia de parásitos externos y así afectar la supervivencia de los nidos. Los cardenales en el área estudiada son parasitados por moscas de moscas del género *Philornis* (ver Resultados en Capítulo 5), aunque no se dispone de información acerca de las claves que utilizan estas moscas para localizar los nidos. Probablemente una abundante ventilación del nido esté relacionada con una menor probabilidad de ocurrencia de ectoparásitos (ver Loye y Carroll 1998) y

por esta razón los cardenales podrían estar evitando las posiciones profundas en los Coronillos.

Finalmente, estos resultados indican que para la selección de sitios de nidificación de los cardenales resultan importantes las variaciones en la composición del bosque que implican diferencias en la disponibilidad de Talas. Dada la selectividad por esta especie arbórea, probablemente representen una desventaja los procesos de colonización por especies arbóreas exóticas como el Ligustro, el Laurel y el Paraíso. La mayor frecuencia de nidificación observada en los árboles de mayor altura, mayor cobertura de copa y con alta cobertura arbórea en el entorno cercano, indicarían que la estructura y el estado de conservación del bosque representa una condición relevante para determinar la calidad de un sitio de nidificación. Considerando que estos bosques se encuentran en un proceso de regeneración por rebrote y con alta proporción de individuos menores de 10 cm de diámetro (Arturi y Goya 2004), puede concluirse que la conservación de áreas dentro del bosque con alta cobertura de vegetación arbórea y alta frecuencia de árboles grandes, asegura la disponibilidad de los sitios seleccionados por el cardenal para nidificar.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agostinelli, C. 2005. CircStats: Circular Statistics. En: R package version 0.1-9 (S-plus original by Ulric Lund). R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Alonso, J. A., J. C. Alonso, R. Muñoz-Pulido y L. M. Bautista. 1991. Nest-site selection and nesting success in the Azure-winged Magpies *Cyanopica cyana* in central Spain. Bird Study 38: 45–51.
- Arturi, M. F. 1997. Regeneración de *Celtis tala* Gill ex Planch en el NE de la Provincia de Buenos Aires. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.
- Arturi, M. F. y J. F. Goya. 2004. Estructura, Dinámica y Manejo de los talaes del NE de Buenos Aires. En Arturi, M. F., J. L. Frangi y J. F. Goya (eds.). Ecología y manejo de los bosques de Argentina. Editorial de la Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.
- Banchs, R. A. y R. M. Fraga. 1994. Supervivencia de nidos del Cardenal de Cresta Roja (*Paroaria coronata*) en ambientes modificados del chaco argentino. Vida Silvestre Neotropical 3: 91–95.

- Bradley, J. E. y J. M. Marzluff. 2003. Rodents as nest predators: Influences on predatory behavior and consequences to nesting birds. *Auk* 120: 1180–1187.
- Burhans, D. E., D. Dearborn, F. R. Thompson III y J. Faaborg. 2002. Factors affecting predation at songbird nests in old fields. *Journal of Wildlife Management* 66: 240–249.
- Caccamise, E. 1977. Breeding success and nest site characteristics of the Red-winged Blackbird. *Wilson Bulletin* 89: 396–403.
- De la Peña, M. R. 2005. Reproducción de las aves Argentinas (con descripción de pichones). LOLA, Buenos Aires, Argentina.
- Di Giacomo, A. G. 2005. Aves de la Reserva El Bagual. En Di Giacomo, A. G. y S. F. Krapovickas (eds.). *Historia natural y paisaje de la Reserva El Bagual. Temas de Naturaleza y Conservación* 4. Aves Argentinas / Asociación Ornitológica del Plata, Argentina.
- Filliater T. S., R. Breitwisch y P. M. Nealen. 1994. Predation on Northern Cardinal nests: does choice of nest site matter? *Condor* 96: 761–768.
- Fretwell, S. D. y H. L. Lucas. 1970. On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development. *Acta Biotheoretica* 19: 16–36.
- Gjerdrum, C., C. S. Elphick y M. Rubega. 2005. Nest site selection and nesting success in saltmarsh breeding sparrows: the importance of nest habitat, timing, and study site differences. *Condor* 107: 849–862.
- Götmark, F., D. Blomqvist, O. C. Hohansson y J. Bergkvist. 1995. Nest site selection: a trade-off between concealment and view of the surroundings? *Journal of Avian Biology* 26: 305–312.
- Howlett J. S. y B. J. Stutchbury. 1996. Nest concealment and predation in Hooded Warblers: experimental removal nest cover. *Auk* 113: 1–9.
- Kelly, J. P. 1993. The effect of nest predation on habitat selection by Dusky Flycatchers in limber pine-juniper woodland. *Condor* 95: 83–93.
- Kerns, C. K., M. R. Ryan, R. K. Murphy, F. R. Thompson y C. S. Rubin. 2010. Factors affecting songbird nest survival in Northern Mixed-grass Prairie. *Journal of Wildlife Management* 74: 257–264.

- Liebezeit, J. R. y T. L. George. 2002. Nest predators, nest-site selection, and nesting success of the Dusky Flycatcher in a managed ponderosa pine forest. *Condor* 104: 507–517.
- Loye, J. E. y S. P. Carroll. 1998. Ectoparasite behavior and its effects on avian nest site selection. *Annals of the Entomological Society of America* 91: 159–183.
- Lusk, J. J., K. S. Wells, F. S. Guthery y S. D. Fuhlendorf. 2003. Lark sparrow (*Chondestes grammacus*) nest-site selection and success in a mixed-grass prairie. *Auk* 120: 120–129.
- Martin, T. E. 1993. Nest predation, nest sites, and birds: new perspectives on old patterns. *BioScience* 43: 523–532.
- Martin, T. E. y J. J. Roper. 1988. Nest predation and nest-site selection of a western population of the Hermit Thrush. *Condor* 90: 51–57.
- Martin, T. E. y P. Li. 1992. Life history traits of open vs. cavity-nesting birds. *Ecology* 73: 579–592.
- Martin, T. E., P. R. Martin, C. R. Olson, B. J. Heidinger y J. J. Fontaine. 2000. Parental care and clutch sizes in North and South American birds. *Science* 287: 1482–1485.
- Marzluff, J. M. y R. P. Balda. 1992. *The Pinyon Jay: behavioral ecology of a colonial and cooperative corvid*. Academic Press, San Diego, California, Estados Unidos de América.
- Menard, S. 1995. *Applied Logistic Regression Analysis*. Sage University Publications. Series: Quantitative Applications in the Social Sciences, No. 106. Thousand Oaks, California, Estados Unidos de América.
- Mezquida E. T. y L. Marone. 2001a. Microhabitat structure and avian nest predation risk in an open Argentinean woodland: an experimental study. *Acta Oecologica* 23: 313–320.
- Mezquida, E. T. y L. Marone. 2001b. Factors affecting nesting success of a bird assembly in the central Monte Desert, Argentina. *Journal of Avian Biology* 32: 287–296.
- Misenhelter, M. D. y J. T. Rotenberry. 2000. Choices and consequences of habitat occupancy and nest site selection in Sage Sparrows. *Ecology* 81: 2892–2901.

- Murphy, M. T. 1983. Nest success and nesting habits of Eastern Kingbirds and other flycatchers. *Condor* 85: 208–219.
- Murphy, M. T. 1985. Nestling Eastern Kingbird growth: effects of initial size and ambient temperature. *Ecology* 66: 162–170.
- Pidgeon, A. M., V. C. Radeloff y N. E. Mathews. 2003. Landscape-scale patterns of Black-throated Sparrow (*Amphispiza bilineata*) abundance and nest success. *Ecological Applications* 13: 530–542.
- Rangel-Salazar, J. L., K. Martin, P. Marshal y R. Elner. 2008. Influence of habitat variation, nest-site selection, and parental behavior on breeding success of Ruddy-capped Nightingale Thrushes (*Catharus frantzii*) in Chiapas, Mexico. *Auk* 125: 358–367.
- Sakai, H. F. y B. R. Noon. 1991. Nest site characteristics of Hammond's and Pacific-slope flycatchers in northwest California. *Condor* 93: 563–574.
- Wilson, R. R. y R. J. Cooper. 1998. Acadian Flycatcher nest placement: does placement influence reproductive success? *Condor* 100: 673–679.
- Winter, M., D. H. Johnson y J. A. Shaffer. 2005. Variability in vegetation effects on density and nesting success of grassland birds. *Journal of Wildlife Management* 69: 185–197.
- Traylor, J. J., R. T. Alisauskas y F. P. Kehoe. 2004. Nesting ecology of White-winged scoters (*Melanitta fusca deglandi*) at Redberry Lake, Saskatchewan. *Auk* 121: 950–962.
- Zar, J. H. 1999. Biostatistical analysis. Prentice Hall. Inglewood Cliffs. New Jersey, Estados Unidos de América.

CAPÍTULO 4

BIOLOGÍA REPRODUCTIVA

RESUMEN

En este capítulo se analizan los principales parámetros reproductivos del Cardenal Común. Se presentan datos sobre el patrón temporal de nidificación, el tamaño de puesta y de los huevos, el periodo de construcción del nido e incubación, la supervivencia de huevos, el éxito de eclosión, el crecimiento y tiempo de permanencia en el nido de los pichones y su supervivencia, y el número de intentos reproductivos por temporada. Se analiza también la variación de estos parámetros reproductivos a lo largo de la temporada reproductiva. Además, se presenta información sobre la asociación entre la masa corporal de los pichones y algunas variables temporales (momento de la temporada y año), ambientales (sitio donde ubicaron el nido) y características propias del nido (número de pichones eclosionados, orden de eclosión y tamaño de los huevos). Los cardenales nidificaron entre octubre y febrero. El tamaño modal de puesta fue de tres huevos y disminuyó conforme avanzó la temporada reproductiva. El tamaño de los huevos no varió a lo largo de la temporada reproductiva ni con la secuencia de puesta. El periodo de construcción del nido fue de seis días y el de incubación de 12 días. Los cardenales realizaron entre cuatro y cinco intentos de nidificación por temporada y demoraron en promedio ocho días para iniciar un nuevo intento de nidificación luego de un intento fallido y 28 días luego de un intento exitoso. La supervivencia de huevos fue de 95%, el éxito de eclosión de 84%, la supervivencia de pichones de 81% y la productividad de 62%. En el 13% de los nidos hubo pérdidas parciales de huevos y en el 45% pérdidas parciales de pichones. La reducción de nidada fue más frecuente en nidos donde eclosionaron 3-4 pichones en relación a los nidos con 1-2 pichones. Los pichones nacieron con una masa corporal promedio de 3,6 g y abandonaron el nido con 30,3 g. La tasa máxima de crecimiento se produjo a los 4-5 días de edad y fue mayor en nidos con 1-2 pichones en relación a los nidos con 3-4 pichones. Los pichones permanecieron en

el nido por 14 días. Los dos primeros pichones en eclosionar fueron los que alcanzaron mayor masa corporal en relación con el tercer y cuarto pichón. La masa corporal del pichón estuvo asociada positivamente con el tamaño de los huevos y con la fecha de la temporada reproductiva.

INTRODUCCIÓN

La reproducción es un proceso fundamental de la historia de vida de las aves (Ricklefs 1990). La comprensión de las causas y consecuencias de la variación en las estrategias reproductivas ha sido el principal objetivo de los estudios de historias de vida en aves (Martin 1987, Roff 1992, Stearns 1992). La reproducción en las aves aparece como un factor crítico en los ciclos de vida y está íntimamente relacionado al éxito reproductivo de los individuos y a la productividad de la población (Martin 1995). La información sobre los parámetros reproductivos y la productividad de una población es particularmente importante para la conservación de muchas especies, ya que sólo conociendo estos parámetros es posible estimar y predecir el potencial máximo de crecimiento y recuperación en el tiempo de una población (Sutherland 2000).

La información sobre la biología reproductiva en las aves neotropicales es escasa (ver Introducción en Capítulo 1), aunque en los últimos años han resurgido los estudios de la biología reproductiva para algunas de estas aves (Martin y col. 2000, 2007; Martin 2002, 2004; Ricklefs y Wikelski 2002). Este desconocimiento es aun mayor para las aves de regiones templadas del Neotrópico (Martin 2004). La familia Thraupidae es una de las familias del Orden Passeriformes con mayor proporción de especies amenazadas de extinción (BirdLife International 2004). Aproximadamente el 9% de las especies de thráupidos están incluidas en alguna de las categorías de amenaza (i.e., vulnerable, en peligro y en peligro crítico) y otro 6% está en potencial riesgo de incorporarse a la lista (i.e., cercana a la amenaza; BirdLife International 2004). Sin embargo, aún se desconocen más de la mitad de los nidos y huevos de esta familia (Isler e Isler 1999) y se desconocen los parámetros reproductivos más importantes para la mayoría de las especies (Sick 1997, Isler e Isler 1999). En el género *Paroaria*, los parámetros reproductivos más importantes son mayormente desconocidos. Los reportes de Sick (1997), Buzzetti y Silva (2005), De la Peña (2005) y Di Giacomo (2005) describen brevemente la duración del periodo reproductivo, material utilizado para construir y ubicación de los nidos, tamaño de huevos, periodos de incubación y permanencia de

pichones en el nido y presencia de parasitismo de cría del Tordo Renegrido para varias especies del género *Paroaria* en Brasil y Argentina.

La información sobre la biología reproductiva el Cardenal Común es también escasa a pesar de que esta especie está incluida en el Apéndice II de CITES (Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestre; UNEP-WCMC 2010). Existen algunas descripciones del periodo reproductivo, nidos y huevos en Argentina y Brasil (Sick 1997, De la Peña 2005, Di Giacomo 2005), porcentaje de éxito de los nidos en relación a la fragmentación de bosques naturales en el chaco seco argentino (Banchs y Fraga 1994) y algunos reportes imprecisos de la biología reproductiva de individuos en cautiverio (Pendleton 1996). No hay prácticamente información sobre otros parámetros reproductivos como la supervivencia de huevos, el éxito de eclosión, la productividad por nido, las tasas de crecimiento y supervivencia de los pichones y los factores que podrían influir en el crecimiento de los pichones. Esta información es fundamental para entender la dinámica de sus poblaciones y también para desarrollar programas de manejo y recuperación de la especie.

Un componente importante en la biología reproductiva de las aves es el momento de la temporada en que se inicia un nido. Las variaciones en las condiciones del hábitat a lo largo de la temporada influyen en el éxito reproductivo de la mayoría de las aves (Perrins 1970, Daan y col. 1988). Un factor con mucha variabilidad a lo largo de la temporada reproductiva de poblaciones silvestres de aves es la disponibilidad de recursos alimenticios (Lack 1954, Martin 1987, Perrins 1991). Las variaciones en la disponibilidad de alimentos han sido asociadas a diferencias en las tasas de crecimiento de los pichones (Richner y col. 1989, Martin 1987), indicando que una disminución en la abundancia de alimentos en el ambiente reducen las tasas de crecimiento de los pichones en la mayoría de las aves con pichones altriciales.

El objetivo general de este capítulo es presentar información básica de la biología reproductiva de una población de Cardenal Común residente de los Talaes del noreste de la provincia de Buenos Aires. Los objetivos particulares son: 1) describir la frecuencia de nidificación a lo largo de la temporada, el tamaño de la puesta y de los huevos, los periodos de construcción e incubación, la supervivencia de huevos, éxito de eclosión, crecimiento y supervivencia de los pichones y productividad por nido, 2) evaluar los cambios de estos parámetros reproductivos a lo largo de la temporada y 3) evaluar el efecto de la temporada, sitio de nidificación y características intrínsecas del

nido (número de pichones, orden de eclosión del pichón y tamaño de los huevos) sobre el crecimiento de los pichones. Debido a la naturaleza descriptiva del capítulo, la mayoría de los análisis tienen un carácter exploratorio y no de prueba de hipótesis.

MÉTODOS

Para esta parte del trabajo sólo se utilizaron los datos de tres temporadas reproductivas (2005-2006, 2006-2007 y 2007-2008), ya que en el resto de las temporadas (2008-2009 y 2009-2010) la intensidad en la búsqueda de nidos no fue constante a lo largo de la temporada, no se realizó el monitoreo de todos los nidos hasta el final del ciclo reproductivo y no se buscaron nidos en el total del área de estudio (ver Búsqueda y monitoreo de nidos en Capítulo 2). En la primera temporada (2005-2006) se monitorearon 108 nidos en los que se inició la puesta, en la segunda (2006-2007) 120 y en la tercera (2007-2008) 139. De estos 367 nidos, el 23,4% ($n = 86$ nidos) se encontraron en pre-puesta, el 24,8% ($n = 91$ nidos) durante la puesta, el 40,9% ($n = 150$ nidos) durante la incubación y el 10,9% ($n = 40$ nidos) luego de la eclosión de los pichones.

Los nidos que por manipulación experimental modificaron su normal desarrollo dentro del ciclo reproductivo (por ejemplo, nidos que fracasaron porque se rompieron los huevos durante el monitoreo o por abandono del nido luego de realizar algún experimento) no fueron considerados para este análisis (2 de 369 nidos). En los casos en que se analizó el efecto de la temporada reproductiva, se excluyeron del análisis aquellos nidos en los no se pudo determinar con precisión la fecha de inicio (puesta del primer huevo). Los detalles sobre la búsqueda y monitoreo de los nidos se presentaron en el Capítulo 2 (Búsqueda y monitoreo de nidos). En los resultados se indica el valor promedio y el error estándar (EE). En los casos en los que las variables presentaron distribuciones claramente alejadas de la normalidad se eligieron pruebas no paramétricas, que en estas condiciones resultan más confiables que las paramétricas y pueden presentar similar potencia (Zar 1999). Los análisis estadísticos fueron realizados con el programa STATISTICA 7.0 y el paquete R (Statistical Data Analysis R). Las pruebas a posteriori se realizaron con el método de Tukey ($\alpha = 0,05$).

1) Intentos de nidificación a lo largo de la temporada

La fecha de inicio se determinó en forma directa en aproximadamente el 50% de los nidos (nidos encontrados durante la construcción o puesta de huevos, $n = 177$ nidos),

de forma indirecta, mediante la fecha de eclosión de los pichones en el 25% ($n = 90$ nidos) e indirectamente a través de las medidas de la masa corporal, tarso, pico y ala de los pichones en el 11% ($n = 40$ nidos). El 16% restante ($n = 60$ nidos) corresponde a los nidos encontrados durante la incubación y que fracasaron antes de la eclosión. De acuerdo a la fecha de puesta del primer huevo, se asignó cada nido a una de las ocho quincenas que duró la temporada reproductiva (1-15 Octubre = 1° quincena, 16-31 Octubre = 2° quincena, etc.). Con esta información se estimó la distribución de nidos por quincena a lo largo de la temporada (1° de octubre al 28 de febrero). Utilicé la prueba de Kolmogorov-Smirnov para dos muestras (Siegel y Castellan 1989) para analizar si hubo diferencias en la distribución temporal de los intentos reproductivos entre años. Esta prueba permite comparar dos distribuciones de frecuencias, en este caso, el número de nidos que inician la puesta cada quincena tomando a las temporadas reproductivas de a pares.

2) Tamaño de puesta y morfometría de nidos y huevos

El tamaño de puesta fue calculado a partir de una submuestra de nidos que completaron la puesta y que no presentaron pérdida de huevos por visitas de hembras parásitas de cría o por manipulación experimental. Se registraron además las características morfológicas de una submuestra de nidos en donde se registró: 1) el diámetro externo (calculado como el promedio entre el diámetro mayor del nido y su diámetro perpendicular), 2) el diámetro interno (calculado como el promedio entre el diámetro mayor de la cámara del nido y su diámetro perpendicular), 3) la altura (calculada como la distancia desde la base hasta el límite superior del nido), 4) la profundidad de la cámara y 5) el espesor de la pared del nido.

El tamaño de los huevos se determinó a partir de medidas del largo, ancho y masa del huevo (ver Búsqueda y monitoreo de nidos en Capítulo 2). Para evitar pseudoreplicación, en cada nido se consideró el promedio de los huevos que conformaron una nidada completa (nidos encontrados en estadio de construcción o puesta que no sufrieron pérdidas de huevos). Las diferencias en el tamaño de los huevos (masa, largo y ancho) en relación al tamaño de puesta (puestas de dos, tres y cuatro huevos) se estimaron con pruebas de Anova. En los nidos en los que fue posible establecer la secuencia de puesta se compararon las medidas de los huevos (masa, largo y ancho) mediante un Anova de medidas repetidas, tomando como medida repetida la variable según la secuencia de puesta.

Las diferencias en el tamaño de puesta y en las medidas de los huevos entre años y a lo largo de la temporada se evaluaron con un análisis de la varianza incluyendo el tamaño de puesta y medidas de los huevos como covariables. Como muchos de los nidos fueron intentos de renidificación de una misma pareja dentro de la misma temporada reproductiva (ver más adelante), se realizó un segundo modelo en donde se incluyó a la pareja reproductora como variable aleatoria. Debido a que este segundo modelo incluyó una variable aleatoria, el modelo realizado fue mixto (Hornik 2010). Finalmente, para cada covariable se compararon ambos modelos (lineal y mixto) para establecer si hubo o no influencia de la pareja reproductora sobre las diferencias entre años y a lo largo de la temporada. Además, en los territorios en donde se detectaron al menos cuatro intentos de nidificación se comparó el tamaño de puesta en los sucesivos intentos reproductivos mediante un Anova de medidas repetidas.

3) Periodo de construcción del nido e incubación

El periodo de construcción del nido se estimó a partir de una submuestra de nidos en los que se pudo detectar la incorporación de los primeros materiales al nido. El período promedio de construcción se calculó desde la incorporación de estos primeros materiales hasta la puesta del primer huevo. Debido al bajo número de nidos con esta información se combinaron los datos de las tres temporadas para analizar si existía una asociación negativa entre el tiempo de construcción del nido y el momento de la temporada reproductiva mediante una correlación de Spearman.

El período de incubación de los huevos se estimó como el tiempo transcurrido desde la puesta del último huevo hasta la eclosión del último pichón (Nice 1954). Para este análisis sólo se utilizaron nidos donde la secuencia de puesta y eclosión de todos los pichones fue conocida. Las diferencias entre años y a lo largo de la temporada se evaluaron con modelos lineales mixtos incluyendo el periodo de incubación como covariable y la pareja reproductora como efecto aleatorio. Se compararon los modelos con y sin efectos aleatorios para establecer si hubo o no influencia de la pareja reproductora (ver arriba).

4) Intentos reproductivos dentro de la temporada

A partir de los datos de algunas parejas anilladas y de los intentos dentro de un mismo territorio (ver Búsqueda y monitoreo de nidos en Capítulo 2), se pudo determinar que una misma pareja realizó más de un intento de nidificación en la

temporada reproductiva. Las parejas para las que no se pudo localizar alguno de los intentos dentro del territorio (i.e., parejas en las que las fechas de finalización de un nido e inicio de otro fueron lo suficientemente distantes como para que ocurriesen otros intentos reproductivos) fueron excluidas de este análisis. Se calculó (directa o indirectamente) el número promedio de intentos reproductivos por pareja dentro de una misma temporada discriminando entre parejas que tuvieron uno o más intentos exitosos y las que en ningún intento produjeron volantones. Se determinó además el tiempo transcurrido desde la fecha de fracaso del nido hasta el inicio de una nidada de reemplazo y desde la fecha en que los pichones abandonaron exitosamente el nido hasta el inicio de una nueva nidada. Las diferencias a lo largo de la temporada en el tiempo transcurrido entre un nido no exitoso y un nuevo intento se calcularon con una correlación de Spearman.

5) *Éxito reproductivo*

Se determinó la frecuencia de nidos exitosos, depredados o abandonados (ver criterios en Búsqueda y monitoreo de nidos en el Capítulo 2) y se calculó si esta frecuencia varió entre años o entre los meses de la temporada reproductiva con pruebas de chi-cuadrado. Para cada nido se calculó además: 1) la supervivencia de huevos (proporción de huevos puestos que completaron el período de incubación), 2) el éxito de eclosión (proporción de huevos al momento de la eclosión que produjeron pichones), 3) supervivencia de pichones (proporción de pichones eclosionados que lograron abandonar exitosamente el nido) y 4) productividad (proporción de huevos puestos que resultaron en pichones que se independizaron exitosamente). Con una finalidad descriptiva, las diferencias entre años y a lo largo de la temporada se evaluaron con modelos lineales mixtos incluyendo la supervivencia de huevos y pichones y el éxito de eclosión como covariables y la pareja reproductora como efecto aleatorio. Se compararon los modelos con y sin efectos aleatorios para establecer si hubo o no influencia de la pareja reproductiva (ver arriba).

Las pérdidas totales de nidada se analizarán en detalle en el Capítulo 7. Cuando ocurrieron pérdidas parciales de huevos y/o pichones, se registró la causa más probable como: 1) depredación parcial (huevos y pichones), 2) reducción de nidada (muerte por inanición del último/s pichón/es en eclosionar), 3) muerte del pichón por larvas ectoparásitas del género *Philornis*, o 4) causas desconocidas. Las diferencias en la

frecuencia de reducción de nidada en relación al número de pichones en el nido se evaluaron con pruebas de chi-cuadrado.

6) Curvas de crecimiento de los pichones y tiempo de permanencia en el nido

El crecimiento de los pichones se analizó a partir de la masa corporal para una submuestra de 64 nidos que tuvieron un total de 110 pichones (27, 28 y 9 nidadas con 1, 2 y 3 pichones, respectivamente) que sobrevivieron al menos hasta el día 10 de edad y fueron pesados al menos cinco veces. Los pichones que murieron por insuficiencia en la entrega de alimento fueron excluidos del análisis ya que en estos casos corresponderían a curvas de crecimiento atípicas. Se utilizaron regresiones no lineales por el método de cuadrados mínimos para ajustar las medidas diarias de la masa corporal de cada pichón a la función logística de la masa corporal (P) en función de la edad (t):

$$P = A / (1 + e^{(-K(t-t_0))})$$

donde A es la asíntota de la curva, K es la constante de crecimiento de la ecuación logística y t_0 es el punto de inflexión o la edad de máximo crecimiento (Ricklefs 1967). Las regresiones y la estimación de los parámetros de cada curva se realizaron con el programa *SYSTAT 9.0*. Las curvas ajustadas fueron utilizadas para estimar la masa corporal de los pichones al nacer, dato que no puede obtenerse de manera directa a partir de las mediciones debido a que muy pocos pichones fueron encontrados inmediatamente después de la eclosión y la masa corporal de éstos cambia rápidamente en las primeras horas de vida.

Los pichones del mismo nido no son independientes entre sí, por eso los parámetros de las curvas fueron promediados por nido y con esos parámetros promedio se construyeron las curvas de la masa corporal en función de la edad para cada nidada. La tasa instantánea de crecimiento en el punto de inflexión ($g_{\text{máx}}$), que equivale a la derivada de la curva en ese punto, fue calculada para cada nidada según la expresión: $g_{\text{máx}} = K * A/4$ (Richner 1991). Se usaron estas curvas promedio para calcular los parámetros generales (media \pm EE) y construir la curva de crecimiento general para los pichones de cardenal. Como las nidadas diferían en cantidad de pichones, se recalcularon los parámetros teniendo en cuenta sólo a los nidos en donde eclosionaron hasta dos pichones ($n = 26$) y a aquellos nidos donde eclosionaron tres y cuatro pichones ($n = 38$). Las diferencias en la masa corporal asíntótica y tasa máxima de crecimiento entre nidos con 1-2 pichones y 3-4 pichones se evaluaron con pruebas de Mann-Whitney.

El tiempo de permanencia de los pichones en el nido se calculó como el período de tiempo transcurrido desde la fecha de eclosión de un pichón y la fecha de abandono del nido. En unos pocos casos, en los que se pudo presenciar la salida de los primeros volantones, el tiempo de permanencia en el nido se pudo calcular de forma directa. En el resto de los nidos se tomó como fecha de abandono a la fecha intermedia entre la última visita al nido cuando se vio al pichón y la primera visita cuando éste ya no estaba.

7) Masa corporal de los pichones en relación a variables temporales y ambientales

Se relacionó la masa corporal alcanzada por los pichones al sexto día de edad con: 1) año, 2) sitio donde fue construido el nido (interior, borde o parche), 3) orden de eclosión, 4) momento de la temporada (fecha de eclosión de los pichones en relación al inicio de la temporada), 5) número de pichones en el nido y 6) tamaño de huevo (masa del huevo de la que eclosionó cada pichón). Sólo ocho nidos (~8%) fueron segundas camadas de pichones de una misma pareja, por lo que el efecto de la pareja reproductora no fue considerado en este análisis. Debido a la inclusión de variables categóricas (año, sitio y orden de eclosión) y cuantitativas (momento de la temporada, cantidad de pichones en el nido y tamaño del huevo), se utilizó un análisis de la varianza incluyendo a las variables cuantitativas como covariables.

RESULTADOS

1) Intentos de nidificación a lo largo de la temporada

La temporada reproductiva se extendió desde principios de octubre hasta fines de febrero. La fecha más temprana en que se detectó puesta de huevos fue el 5 de octubre (2007) y la fecha más tardía el 16 de febrero (2008). El último pichón abandonó el nido el 28 de febrero (2008). No hubo diferencias entre años en la distribución temporal del inicio de nidos, estimada como la frecuencia de nidos que comienzan la puesta a lo largo de la temporada reproductiva dividida en intervalos de quince días (Prueba de Kolmogorov-Smirnov para dos muestras, $P > 0,1$, $n = 108$, 120 y 139 nidos respectivamente para las temporadas 2005-2006, 2006-2007 y 2007-2008; Fig. 4.1). La distribución temporal en el inicio de los nidos mostró una forma unimodal: el número de nidos que iniciaron la puesta fue aumentando a medida que avanzaba la temporada hasta alcanzar un máximo hacia fines de noviembre, se mantuvo hasta fines de enero y luego decreció hasta el final de la temporada (Fig. 4.2). Este patrón se debe a que los

cardenales realizan normalmente más de un intento de nidificación por temporada, normalmente dos cuando los intentos son exitosos y frecuentemente tres o más cuando los intentos fracasan (ver más adelante).

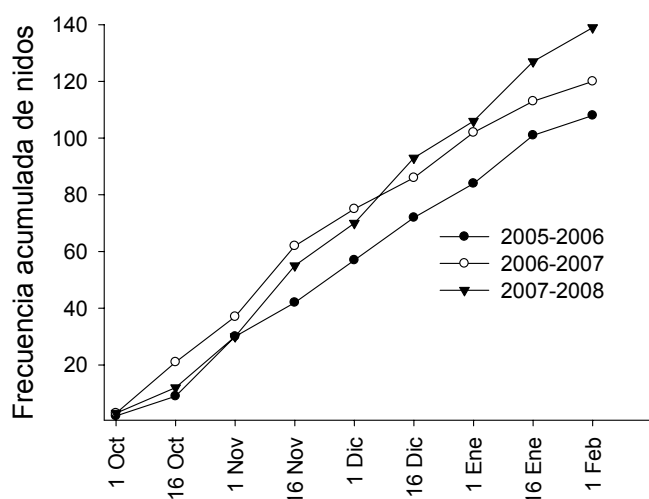


Figura 4.1. Frecuencia acumulada de nidos de Cardenal Común que inician la puesta a lo largo de la temporada reproductiva dividida en intervalos de 15 días. Los datos corresponden a las temporadas reproductivas 2005-2006, 2006-2007 y 2007-2008.

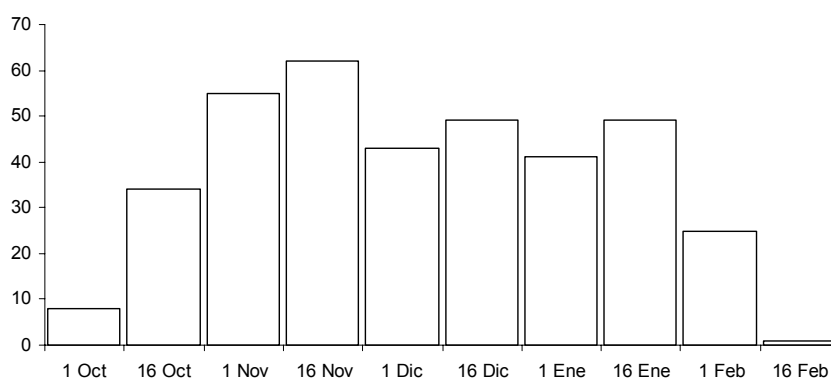


Figura 4.2. Distribución temporal de los intentos de nidificación del Cardenal Común en las tres temporadas combinadas (2005-2006, 2006-2007 y 2007-2008). Las barras representan el número de nidos que inician la puesta en cada intervalo.

2) Tamaño de puesta y morfometría de nidos y huevos

El tamaño promedio de puesta fue de $3,1 \pm 0,06$ huevos (rango: 2-5 huevos, $n = 130$ nidos), con un tamaño modal de 3 huevos (Fig. 4.3). El tamaño de puesta no varió entre

años (Anova; $F = 0,35$, $P = 0,56$), pero sí a lo largo de la temporada reproductiva (octubre: $3,2 \pm 0,12$, noviembre: $3,35 \pm 0,09$, diciembre: $3,09 \pm 0,05$, enero: $2,76 \pm 0,09$, febrero: $2,33 \pm 0,21$; $F = 34,8$, $P < 0,001$; contrastes significativos: noviembre-enero, $P = 0,005$, noviembre-febrero, $P = 0,003$; Fig. 4.4). No se encontraron diferencias entre el modelo con y sin efectos de la pareja reproductiva ($P = 0,16$). En los nidos dentro de territorios en donde se detectaron al menos cuatro intentos de nidificación, el tamaño de puesta también varió a lo largo de la temporada reproductiva (Anova de medidas repetidas; $F = 5,1$, $P = 0,009$, $n = 14$ parejas; contrastes significativos: noviembre-enero, $P = 0,02$, noviembre-febrero, $P < 0,001$; diciembre-febrero, $P = 0,01$; Fig. 4.4)).



Figura 4.3. Nido de Cardenal Común en construcción (izquierda) e incubación (derecha).

Los materiales de construcción de los nidos fueron principalmente pequeñas ramas secas de Tala en la pared externa (frecuentemente con lana de oveja sobre los laterales) y finos tallos de hierbas, raíces, cerdas y pelos en la cámara interna (Fig 4.3). Los nidos en general contienen poco material y son algo traslúcidos en la base. Frecuentemente se observó a los cardenales utilizando el material del nido anterior (cuando este fue depredado o abandonado) para la construcción del nuevo nido. El diámetro externo tuvo un promedio de $13,5 \pm 0,3$ cm (rango = 11,5-15,5 cm), la cámara del nido $7,6 \pm 0,2$ cm (rango = 6,5-9 cm), la altura $8,5 \pm 0,1$ cm (rango = 8-9 cm), la profundidad de la cámara $3,9 \pm 0,1$ cm (rango = 3,5-4,5) y el espesor promedio de las paredes $3 \pm 0,1$ cm (rango = 2,5-4 cm, $n = 21$ nidos).

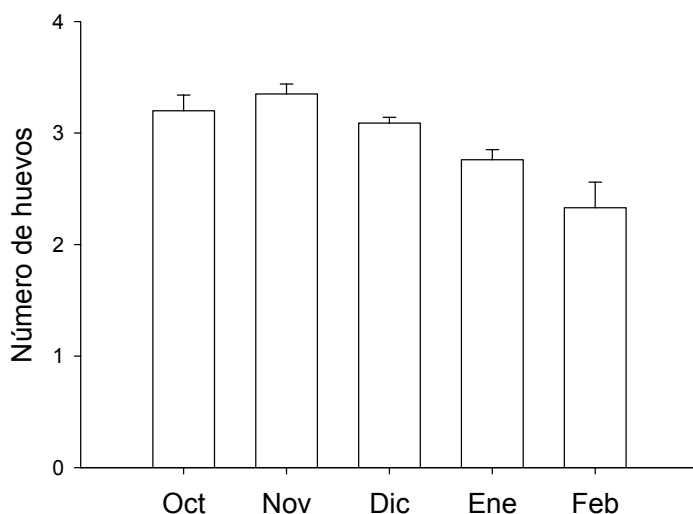


Figura 4.4. Número de huevos por nido (tamaño de puesta) de Cardenal Común en relación al momento de la temporada reproductiva. Los datos corresponden a 130 nidos monitoreados durante las temporadas reproductivas 2005-2006 ($n = 38$), 2006-2007 ($n = 35$) y 2007-2008 ($n = 57$).

Los huevos son de color verde-oliva pálido en la base con pequeñas y abundantes manchas pardas distribuidas uniformemente por la superficie (Fig. 4.3). Los huevos tuvieron una masa promedio de $3,8 \pm 0,04$ g (rango = 3-5,2 g), un largo promedio de $25,2 \pm 0,12$ mm (rango = 22-28,7 mm) y un ancho promedio de $17,2 \pm 0,08$ mm (rango = 14,9-19,5 mm) ($n = 103$ nidos para las 3 variables). El largo del huevo varió con el tamaño de puesta (Anova; $F = 3,87$, $P = 0,02$; contraste significativo, puesta de 2 y 3 huevos, $P = 0,01$), pero no se observaron diferencias en la masa y el ancho (masa, $F = 2,51$, $P = 0,09$; ancho, $F = 2,46$, $P = 0,09$). El tamaño de los huevos no varió entre años (Anova; masa, $F = 3,71$, $P = 0,08$; largo, $F = 0,39$, $P = 0,53$; ancho, $F = 3,18$, $P = 0,09$) ni a lo largo de la temporada ($F = 0,99$, $P = 0,32$; largo, $F = 0,21$, $P = 0,65$; ancho, $F = 0,06$, $P = 0,81$). Se encontraron diferencias significativas entre los modelos con y sin efectos aleatorios, indicando que la pareja reproductora influyó significativamente sobre el tamaño de los huevos (masa, $P < 0,001$; largo, $P = 0,003$; ancho, $P = 0,05$).

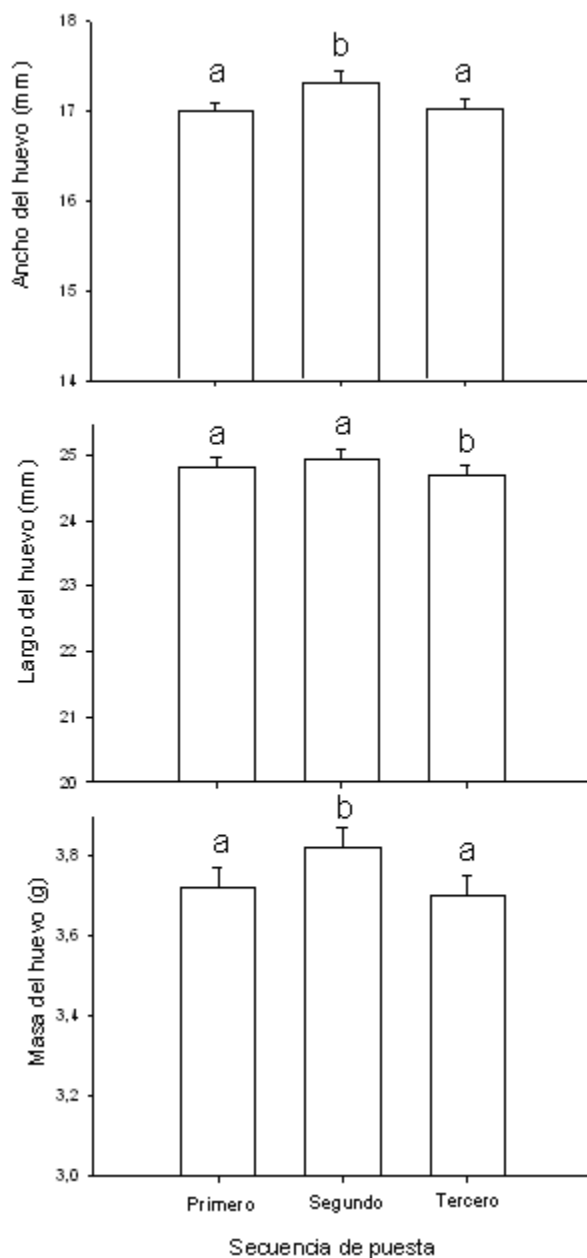


Figura 4.5. Medidas de la masa, largo y ancho de los huevos de Cardenal Común en relación a la secuencia de puesta para 54 nidos con tamaño de puesta de tres huevos. Se indica la media y el EE. Las letras sobre las barras muestran las diferencias de la prueba a posteriori de Tukey.

Para los nidos con 3 huevos en donde se pudo registrar la secuencia de puesta de todos los huevos ($n = 54$ nidos) se encontraron diferencias significativas en la masa, largo y ancho del huevo en relación al orden de puesta (Anova de medidas repetidas; masa, $F = 11,3$, $P < 0,001$; largo, $F = 4,1$, $P = 0,02$; ancho, $F = 16,2$, $P < 0,001$; contrastes significativos primer-segundo huevo, masa: $P < 0,01$, ancho: $P < 0,01$;

segundo-tercer huevo, masa: $P < 0,01$, largo: $P = 0,03$, ancho: $P < 0,01$; Fig. 4.5). Para este análisis se excluyeron los nidos ($n = 4$) que fueron segundos intentos de una misma pareja en una misma temporada reproductiva.

3) *Periodo de construcción del nido e incubación*

El periodo de construcción del nido fue de $6,1 \pm 0,4$ días ($n = 16$ nidos), con un rango de 4-9 días y una moda de 6 días. El tiempo destinado a la construcción del nido estuvo negativamente asociado al momento de la temporada reproductiva (correlación de Spearman; $\rho = -0,5$, $P = 0,05$, $n = 16$ nidos; Fig. 4.6). En unas pocas parejas en donde alguno de los individuos estuvo marcado se pudo determinar que sólo uno de ellos incubó los huevos.

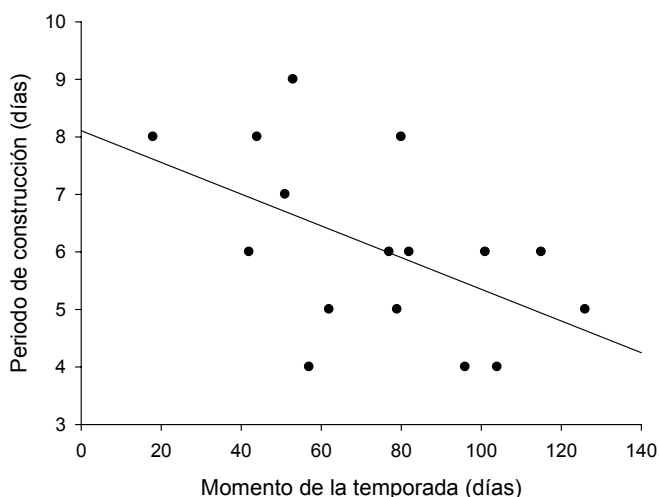


Figura 4.6. Número de días que demandó la construcción de nidos de Cardenal Común en relación a la fecha de inicio de la puesta en la temporada reproductiva (día 1 = 1 de octubre). Los datos corresponden a 16 nidos de las temporadas 2005-2006 ($n = 6$), 2006-2007 ($n = 5$) y 2007-2008 ($n = 5$). La recta indica la asociación negativa entre las variables.

Los huevos fueron puestos cada 24 horas siempre en horas de la mañana (entre las 6:00 y 9:00 horas). La incubación comenzó con la puesta del segundo huevo (el inicio de la incubación se determinó por la temperatura de los huevos al tacto y la presencia dentro del nido de uno de los adultos). El periodo promedio de incubación fue de $11,9 \pm 0,06$ días ($n = 84$ nidos), con un rango de 11-13 días y una moda de 12 días. El periodo de incubación no varió entre años (Anova; $F = 0,42$, $P = 0,51$) ni tampoco a

lo largo de la temporada ($F = 0,86$, $P = 0,35$). No se encontraron diferencias entre el modelo con y sin efectos aleatorios ($P = 0,99$).

4) Intentos reproductivos dentro de la temporada

Se detectaron 51 territorios en la temporada reproductiva 2005-2006, 54 en la 2006-2007 y 55 en la 2008-2009 (Tabla 4.1). Cada pareja realizó entre cuatro y cinco intentos reproductivos por temporada (Tabla 4.1). Las parejas con al menos un intento exitoso tuvieron un promedio de $3,2 \pm 1$ intentos de nidificación ($n = 21$ parejas), mientras que las parejas sin intentos exitosos realizaron $5,7 \pm 1,1$ intentos ($n = 14$ parejas). En general, se observó que muchas de las parejas sin intentos exitosos hasta mediados de la temporada continuaron realizando nuevos intentos sin éxito hasta el final de la temporada. El tiempo transcurrido entre la fecha de fallo de un nido y el inicio del nuevo nido fue de aproximadamente ocho días, mientras entre un nido exitoso y el nuevo intento de nidificación fue de 28 días (prueba de Mann-Whitney, $U = 0$, $P < 0,001$; Tabla 4.1). El tiempo transcurrido entre la fecha de fallo de un nido y el inicio de un nuevo nido no varió a lo largo de la temporada (correlación de Spearman; $\rho = 0,11$, $P = 0,29$ $n = 86$ nidos).

Tabla 4.1. Número y porcentaje de parejas de Cardenal Común en las que se siguieron los intentos de nidificación durante la temporada reproductiva (ver Métodos), número promedio de intentos de nidificación por pareja y tiempo transcurrido desde la fecha de fallo (o éxito) de un nido hasta la fecha de inicio de un nuevo nido en relación al año de muestreo. Se indican los valores promedio, ES y máximos y mínimos.

	2005-2006	2006-2007	2007-2008
Número de parejas	9 (18%)	11 (20%)	15 (27%)
Número promedio de intentos *	$3,9 \pm 0,3$ (3-5)	$4,4 \pm 0,5$ (2-7)	$4,8 \pm 0,4$ (2-8)
Tiempo entre nido fallado-nuevo intento (días) **	$8,9 \pm 0,5$ (5-13)	$7,6 \pm 0,6$ (5-13)	$8,1 \pm 0,3$ (5-11)
Tiempo entre nido exitoso-nuevo intento (días) ***	$31,8 \pm 3,1$ (20-41)	$22,8 \pm 2,5$ (15-35)	$28,7 \pm 2,6$ (17-43)

* Calculado a partir de 9, 11 y 15 parejas, respectivamente para 2005-2006, 2006-2007 y 2007-2008, en donde se pudo registrar la totalidad de los intentos reproductivos dentro de la temporada.

** Calculado a partir de 15, 17 y 24 parejas, respectivamente para 2005-2006, 2006-2007 y 2007-2008, en donde se pudo registrar un nido fallado y el inmediato nido de reemplazo.

*** Calculado a partir de 6, 7 y 9 parejas, respectivamente para 2005-2006, 2006-2007 y 2007-2008, en donde se pudo registrar un nido exitoso y el inmediato intento de nidificación.

5) Éxito reproductivo

Los datos reportados a continuación tienen una finalidad descriptiva, ya que las estimaciones más detalladas sobre la supervivencia de los nidos se analizan en el Capítulo 7. Los nidos encontrados en el estadio de prepuesta y puesta resultan en una mejor aproximación al cálculo del éxito reproductivo, ya que los encontrados en estadios más avanzados tienen una mayor probabilidad de éxito (ver Resultados en Capítulo 7). De los 177 nidos encontrados en estadio de prepuesta y puesta, 62 (35%) alcanzaron el estadio de pichones y 30 (17%) el de volantones. De los 367 nidos, el 26,6% de los nidos ($n = 94$ nidos) fue exitoso, el 62,1% ($n = 228$ nidos) depredado, el 11,1% ($n = 41$ nidos) abandonado y el 1,1% ($n = 4$ nidos) destruidos por tormentas de viento y lluvia. La proporción de nidos exitosos, depredados y abandonados no varió entre años (prueba de chi-cuadrado; exitosos, $\chi^2 = 0,07$, $df = 2$, $P = 0,96$; depredados, $\chi^2 = 0,16$, $df = 2$, $P = 0,92$; abandonados, $\chi^2 = 0,54$, $df = 2$, $P = 0,76$) ni entre los meses que duró la temporada (exitosos, $\chi^2 = 5,9$, $df = 4$, $P = 0,21$; depredados, $\chi^2 = 2,1$, $df = 4$, $P = 0,71$; abandonados, $\chi^2 = 7,1$, $df = 4$, $P = 0,13$; Fig 4.7).

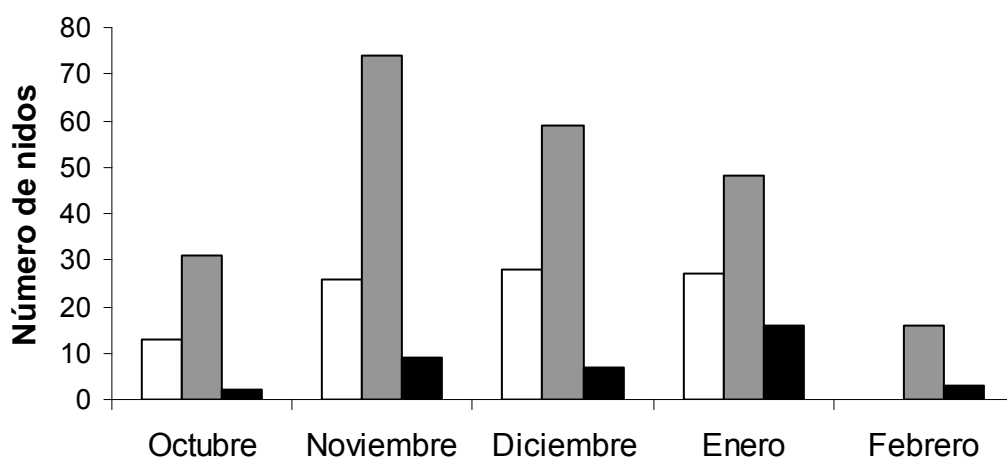


Figura 4.7. Número de nidos de Cardenal Común exitosos (barras blancas), depredados (barras grises) y abandonados (barras negras) en relación al momento de la temporada reproductiva. En el gráfico se muestran las tres temporadas se encuentran combinadas (2005-2006, 2006-2007 y 2007-2008).

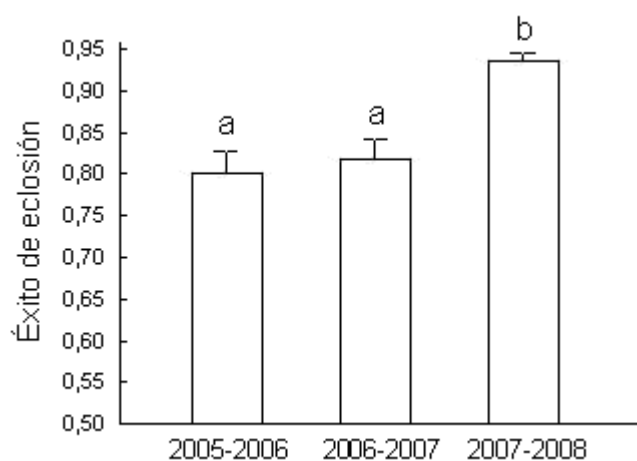


Figura 4.8. Éxito de eclosión (proporción de huevos al momento de la eclosión que produjeron pichones) correspondientes a 109 nidos de Cardenal Común de las temporadas 2005-2006 ($n = 36$), 2006-2007 ($n = 38$) y 2007-2008 ($n = 35$). Se indican los valores promedios y ES. Las letras sobre las barras muestran las diferencias de la prueba a posteriori de Tukey.

La supervivencia promedio de huevos fue de $0,95 \pm 0,02$ (rango = 0,5-1, $n = 85$ nidos), no varió entre años (Anova; $F = 1,54$, $P = 0,22$) ni con el momento de la temporada reproductiva ($F = 0,1$, $P = 0,74$). Debido a que la incubación comenzó con la puesta del segundo huevo (ver arriba), eclosionaron dos pichones el mismo día (correspondientes al primer y segundo huevo), un pichón al día siguiente y el cuarto pichón (en nidos con tamaño de puesta = 4) al día subsiguiente. El éxito de eclosión fue de $0,84 \pm 0,02$ (rango = 0,33-1, $n = 109$ nidos), varió significativamente entre años ($F = 9,66$, $P = 0,002$; contrastes significativos primera-tercera temporada: $P < 0,01$, segunda-tercera temporada: $P < 0,01$; Fig. 4.8) pero no a lo largo de la temporada ($F = 0,04$, $P = 0,98$). El éxito de eclosión no estuvo asociado al tamaño de puesta ($F = 0,51$, $P = 0,47$). La supervivencia promedio de pichones fue de $0,81 \pm 0,03$ (rango = 0,25-1, $n = 74$ nidos), no varió entre años ($F = 0,85$, $P = 0,36$) ni con el momento de la temporada ($F = 0,03$, $P = 0,87$). No se encontraron diferencias entre los modelos con y sin efectos aleatorios que incorporaron la pareja reproductora como variable aleatoria (supervivencia de huevos, $P = 0,81$; éxito de eclosión, $P = 0,99$; supervivencia de pichones, $P = 0,99$). Considerando los nidos exitosos con tamaño de puesta conocido ($n = 39$ nidos), la productividad (proporción de huevos puestos que resultaron en pichones que se independizaron exitosamente) fue del 62% ($0,62 \pm 0,04$, rango = 0,25-1). Para este análisis se excluyeron los nidos que fueron segundos intentos de una misma pareja

en una misma temporada ($n = 2$). Estos valores de productividad por nido no variaron entre años ($F = 2,74$, $P = 0,11$) ni a lo largo de la temporada ($F = 3,08$, $P = 0,09$).

Se detectaron pérdidas parciales de huevos durante la incubación en el 13% de los nidos (11 de 85 nidos en donde se observó la totalidad del periodo de incubación). En dos de estos nidos (18%) las pérdidas se debieron a la picadura de huevos por parte de hembras de Tordo Renegrido y 9 nidos (82%) por causas desconocidas. Se detectaron pérdidas parciales de pichones en el 44,6% de los nidos (33 de 74 nidos en los que se observó la totalidad del estadio de pichones). En el 52% de estos nidos ($n = 17$) se produjo reducción de nidada, en el 15% ($n = 5$ nidos) la muerte del pichón se debió a larvas ectoparásitas del género *Philornis* y en el 33% ($n = 11$) a causas desconocidas.

La reducción de nidada ocurrió en promedio a los $3,8 \pm 0,5$ días de edad de los pichones ($n = 17$ nidos) y difirió entre nidos en los que eclosionó un pichón (0 de 7 nidos), dos pichones (1 de 21 nidos), tres pichones 10 de 39 nidos) y cuatro pichones (6 de 7 nidos)(prueba de chi-cuadrado; $\chi^2 = 11,3$, $df = 3$, $P = 0,01$; Fig. 4.9).

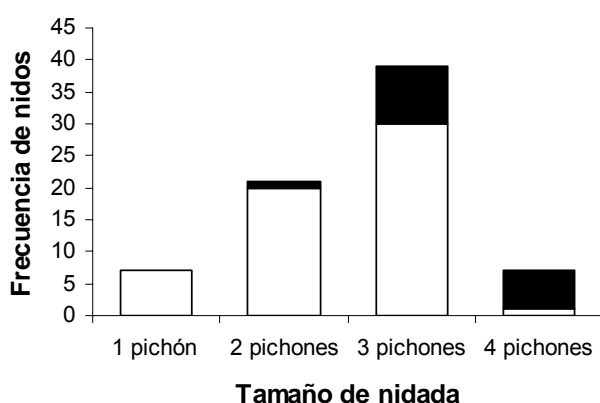


Figura 4.9. Frecuencia de nidos en los que eclosionaron uno ($n = 7$), dos ($n = 21$), tres ($n = 39$) y cuatro ($n = 7$) pichones de Cardenal Común. Se indica en negro la proporción de esos nidos en los que se observó reducción de nidada.

6) Curvas de crecimiento de los pichones y tiempo de permanencia en el nido

En promedio, los pichones nacieron con una masa corporal de $3,62 \pm 0,07$ g y crecieron hasta alcanzar una masa corporal asintótica estimada de $30,3 \pm 0,3$ g ($n = 64$).

nidos; Figs. 4.10 y 4.11). La tasa máxima de crecimiento se alcanzó entre el cuarto y quinto día de edad y fue de $3,4 \pm 0,05$ g/día.

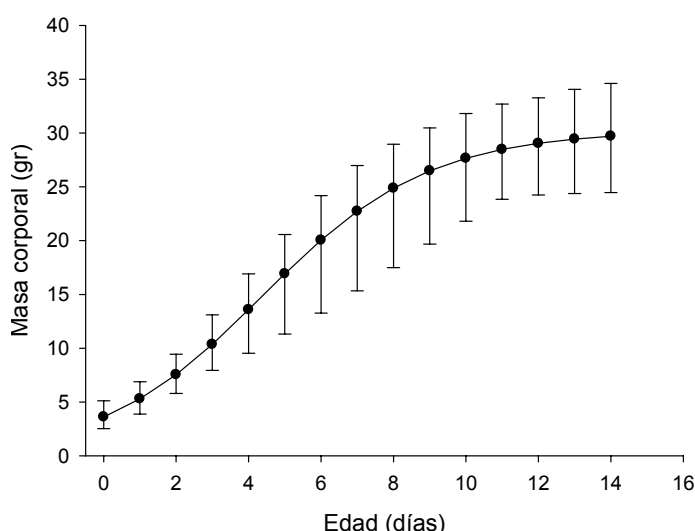


Figura 4.10. Curva de crecimiento (media \pm rango) estimada para los pichones de Cardenal Común en la Estancia La Matilde. Los puntos representan el promedio de la masa corporal diaria en relación a la edad del pichón ($n = 64$ nidos con 1-3 pichones).

La masa corporal asintótica alcanzada en nidos con 1-2 pichones fue significativamente mayor que en nidos con 3-4 pichones (nidos con 1-2 pichones: $31 \pm 0,5$ gr, $n = 26$; nidos con 3-4 pichones: $29,8 \pm 0,4$, $n = 38$; prueba de Mann-Whitney, $U = 230$, $P = 0,04$). La tasa máxima de crecimiento y la edad a la que se alcanzó esa tasa no difirieron entre grupos (nidos con 1-2 pichones: $3,5 \pm 0,1$ gr. /día entre el día 4 y 5; nidos con 3-4 pichones: $3,3 \pm 0,05$ gr. /día entre el día 4 y 5; prueba de Mann-Whitney, $U = 319$, $P = 0,58$ para tasa de crecimiento; $U = 257$, $P = 0,1$ para la edad de máxima tasa de crecimiento).



Figura 4.11. Pichones de Cardenal Común en distintos momentos del ciclo reproductivo: recién eclosionado (día 0, A), un día de edad (B), cuatro días de edad (C), siete días de edad (D) y 12 días de edad (E).

Al momento de la eclosión las medidas del tarso, pico y curva del ala de los pichones fueron respectivamente de $7,18 \pm 0,07$ mm, $4,73 \pm 0,03$ mm y $7,07 \pm 0,06$ mm, mientras que al momento de abandonar el nido fueron de $25,5 \pm 0,16$ mm, $10,5 \pm 0,08$ y $54,1 \pm 1,3$ mm (Fig. 4.11).

El tiempo de permanencia de los pichones en el nido fue de $13,87 \pm 0,14$ días (rango = 12-18, $n = 67$ nidos exitosos en donde se pudo registrar la fecha de eclosión). Luego de abandonar el nido, los volantones permanecieron 20-25 días en el territorio en compañía de los adultos. En unos pocos casos se registró el inicio de un nuevo nido antes de que los volantones se independizaran completamente, incluso continuaron alimentando a los volantones durante el estadio de incubación del nuevo nido. En general, las parejas que en diciembre tuvieron su segunda nidada exitosa no realizaron nuevos intentos de nidificación y permanecieron en el territorio con los volantones de la última nidada hasta finalizar la temporada reproductiva.

7) Masa corporal de los pichones en relación a variables temporales y ambientales

Se determinó la masa corporal alcanzada por los pichones en el sexto día de edad en 87 nidos (20, 35, 28 y 4 nidos con uno, dos, tres y cuatro pichones respectivamente). La masa corporal tuvo un promedio de $17,9 \pm 0,22$ g (rango = 8-26,2 g, $n = 190$ pichones). La masa corporal alcanzada por los pichones resultó diferente según el orden de eclosión de los pichones y el tamaño de los huevos (Tabla 4.2). Los dos primeros pichones eclosionados fueron los que alcanzaron mayor masa corporal (primer pichón: $18,7 \pm 0,28$ g; segundo pichón: $18,12 \pm 0,38$ g) en relación con el tercer ($15,72 \pm 0,57$ g) y cuarto pichón ($12,35 \pm 0,8$ g; Fig. 4.12). La masa corporal del pichón estuvo asociada positivamente con el tamaño de los huevos (Fig. 4.13). El momento de la temporada reproductiva también influyó significativamente en la masa corporal de los pichones (Tabla 4.2), siendo ésta mayor en el final que en el inicio de la temporada (Fig. 4.14). El año, el sitio y la cantidad de pichones en el nido no estuvieron asociados con la masa corporal de los pichones (Tabla 4.2).

Tabla 4.2. Análisis de la varianza de la masa corporal de los pichones de Cardenal Común en el sexto día de edad en relación al año, sitio donde fue construido el nido, orden de eclosión de los pichones, días desde el inicio de la temporada hasta el momento de la eclosión, número de pichones en el nido y masa del huevo donde eclosionó el pichón. Se indican los grados de libertad (GL), el valor del estadístico (F) y de la probabilidad (P).

	<i>GL</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Año	1	0,73	0,39
Sitio	1	0,41	0,52
Orden de eclosión del pichón	1	25,71	< 0,01*
Momento de la temporada	1	19,79	< 0,01
Pichones en el nido	1	0,06	0,81
Masa del huevo	1	19,08	< 0,01

* Contrastes significativos primer-tercer pichón: $P < 0,01$; primer-cuarto pichón: $P < 0,01$; segundo-tercer pichón: $P = 0,02$; segundo-cuarto pichón: $P < 0,01$; tercer-cuarto pichón: $P < 0,01$.

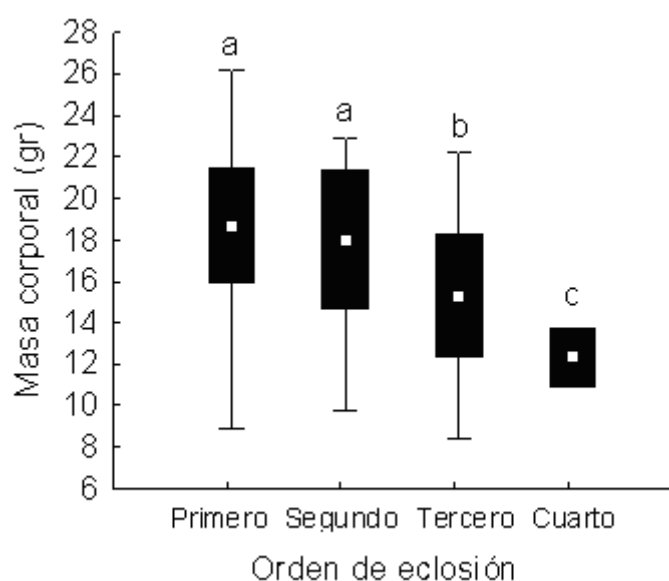


Figura 4.12. Masa corporal alcanzada por los pichones de Cardenal Común en el sexto día de edad en relación al orden de eclosión dentro del nido (primer, segundo, tercer y cuarto pichón eclosionado). Se indican los valores promedios, el desvío estándar y los máximos y mínimos. Las letras sobre las barras muestran las diferencias de la prueba a posteriori de Tukey.

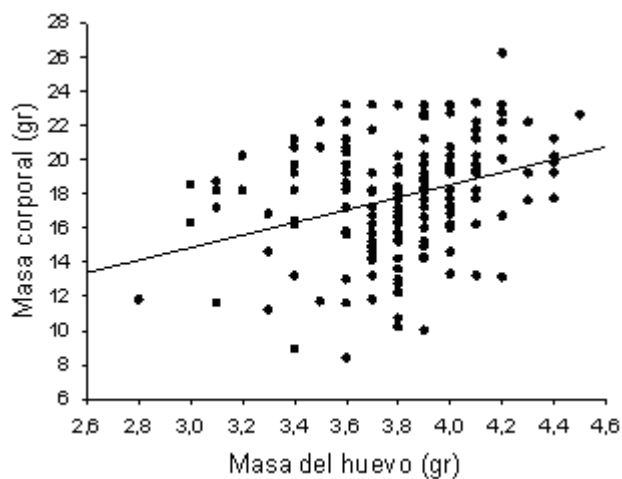


Figura 4.13. Relación entre la masa del huevo y la masa corporal alcanzada por cada pichón de Cardenal Común en el sexto día de edad. La recta indica la asociación positiva entre las variables.

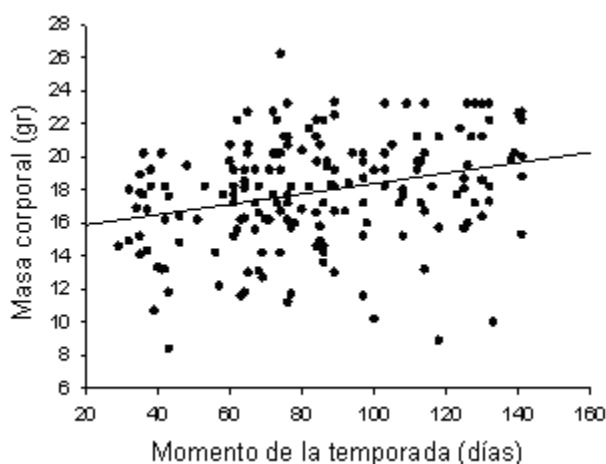


Figura 4.14. Relación entre el momento de la temporada (días desde el inicio de la temporada hasta el momento de la eclosión) y la masa corporal alcanzada por cada pichón de Cardenal Común en el sexto día de edad. La recta indica la asociación positiva entre las variables.

DISCUSIÓN

Los resultados presentados indican que la temporada reproductiva de los cardenales en el sitio de estudio se extendió por cinco meses, desde principios de octubre hasta finales de febrero, coincidiendo con los reportes de Contreras (1990), Banchs y Fraga (1994), De la Peña (2005) y Di Giacomo (2005) para bosques secos del centro-norte de Argentina. Otros representantes del género *Paroaria* también han sido reportados nidificando durante el verano austral en Brasil, aunque generalmente mostrando periodos reproductivos más cortos (entre noviembre y enero; Buzzetti y Silva 2005, Vasconcelos y col. 2006, Dornas 2008). En *Neothraupis fasciata* (especie hermana del género *Paroaria*) también se han reportado periodos de nidificación de casi cinco meses desde agosto a diciembre en el centro de Brasil (Alves y Cavalcanti 1990, Duca 2007).

Los largos periodos reproductivos en aves que nidifican en el hemisferio sur (en comparación con las aves de regiones templadas del hemisferio norte) han sido asociados a un reducido tamaño de puesta y la consecuente posibilidad de realizar más puestas de reemplazo a lo largo de la temporada (ver Martin 1996). Sin embargo, Auer y col. (2007) reportaron temporadas relativamente cortas (~50 días) y más comparables a las del hemisferio norte (Ricklefs 1966) para 18 especies de aves paseriformes del

noroeste de Argentina. En este contexto, la información aportada en este capítulo coincide con la hipótesis de asociación entre largas temporadas reproductivas y reducido tamaño de puesta, altas tasas de fracaso y numerosos intentos reproductivos (Martin 1996). El tamaño promedio de puesta de tres huevos que se reporta en este capítulo para los cardenales es comparable con los encontrados para otros passeriformes de nidos abiertos del hemisferio sur (Moreau 1944, Mason 1985, Skutch 1985, Yom-Tov y col. 1994, Auer y col. 2007, Jetz y col. 2008) y es en comparación menor que el de sus pares del hemisferio norte (Martin y col. 2000). En particular para la familia Thraupidae, Yom-Tov y col. (1994) reportan tamaños de puesta de 2,7 huevos para regiones selváticas del sur de Sudamérica y 3,3 huevos para regiones boscosas más secas. Tamaños de puesta similares para *P. coronata* en Argentina han sido reportados por Contreras (1990), Banchs y Fraga (1994), De la Peña (2005) y Di Giacomo (2005) y para otros representantes del género *Paroaria* y *Neothraupis* en Sudamérica por Thomas (1979), Cruz y Andrews (1989), Alves y Cavalcanti (1990), Contreras (1990), Buzzetti y Silva (2005), De la Peña (2005), Di Giacomo (2005), Greeney y Merino (2006) y Duca (2007).

El tamaño de puesta no fue constante a lo largo de la temporada. Hacia el comienzo de la temporada fue más frecuente encontrar nidos con 3-4 huevos, mientras que hacia el final las nidadas fueron de 2-3 huevos. El tamaño de los huevos no varió a lo largo de la temporada, apoyando la hipótesis de que existe poca variación a nivel individual en el tamaño de los huevos entre nidadas (ver Christians 2002). El ajuste energético temporal en el número de huevos (y no en el tamaño de los huevos) ha sido objeto de intensos debates en las últimas décadas (ver Ricklefs 2000). Poner huevos de pequeño tamaño podría poner en desventaja a los pichones al nacer reduciendo sus posibilidades de supervivencia. Una hipótesis predice que ciertas condiciones ambientales (como diferencias en la disponibilidad de alimento), o temporales (como el propio desgaste de la hembra tras sucesivos intentos) hacen que el tamaño de puesta se reduzca durante la temporada reproductiva (Verhulst y col. 1995, Winkler y Allen 1996, Monaghan y Nager 1997, Hansson y col. 2000). En relación al primer punto (disponibilidad de alimento), no se encontró evidencia en esta investigación de que el alimento disminuya a lo largo de la temporada, aunque sí cierta evidencia en contra, ya que la masa corporal alcanzada por los pichones en el sexto día de edad fue mayor hacia el final de la temporada. Alternativamente, podría ser estratégica la reducción del número de huevos hacia el final de la temporada, ya que para los pichones que logran

abandonar el nido exitosamente hacia finales de enero o febrero es inminente la llegada del otoño con menores temperaturas y menor disponibilidad de alimento. En el segundo punto (desgaste energético de la hembra tras varios intentos reproductivos) es donde se encuentra mayor coincidencia, ya que las parejas que realizaron más de tres intentos en la misma temporada redujeron el tamaño de puesta hacia el final de la temporada reproductiva. A modo de ejemplo, en muchas parejas donde los nidos fracasaron durante el estadio de puesta y la puesta de reemplazo se efectuó en sólo 6-8 días, el tamaño de los huevos fue llamativamente similar a los de la puesta anterior (L. Segura, datos no presentados). En el mismo sentido, algunas parejas llegaron a realizar hasta ocho intentos no exitosos dentro de la misma temporada, sumando un total de 24 huevos que representaron aproximadamente 90 g para un individuo que pesa en promedio 45 g.

La forma, material y dimensiones del nido son similares a los reportes de Contreras (1990), De la Peña (2005) y Di Giacomo (2005) para el Cardenal Común en Argentina y para otros integrantes del género *Paroaria* en Brasil (Cherrie 1916, Thomas 1979, Hilty y Brown 1986, Cruz y Andrews 1989, Greeney y col. 2004, Buzzetti y Silva 2005, Vasconcelos y col. 2006, Greeney y Merino 2006, Dornas 2008). De manera similar a lo reportado por Di Giacomo (2005), el nido contiene poco material y en ocasiones es traslúcido en la base. Frecuentemente colocaron lana de oveja en la pared externa del nido, de manera similar a los musgos y líquenes reportados en Di Giacomo (2005) en la pared externa del nido o los restos de tela y nylon reportados en Vasconcelos y col. (2006). El tamaño y coloración de los huevos también es similar a los reportados para otros representantes del género *Paroaria* (Thomas 1979, Sick 1997, Buzzetti y Silva 2005, De la Peña 2005, Di Giacomo 2005, Greeney y Merino 2006).

El cardenal en este sitio construyó sus nidos en aproximadamente seis días, tiempo ligeramente menor a los reportados para esta especie en el centro de Argentina (6-8 días, De la Peña 2005) y considerablemente menor para el norte de Argentina (10-14 días, Di Giacomo 2005) o para otros representantes del género en Brasil (~10 días, Buzzetti y Silva 2005). La utilización del material del nido anterior posiblemente disminuya los tiempos de construcción. Si bien no fue posible determinar en la mayoría de los casos si ambos sexos participaron en la construcción del nido, en un caso se determinó que ambos individuos transportaron material hasta el nido (L. Segura, datos no presentados). En general, uno de los individuos de la pareja (probablemente la hembra; Wood y col. 1992, Long y Heath 1994, Isler e Isler 1999, Stiles y Skutch 2003) tuvo una participación más activa en el transporte de materiales y armado del nido.

El periodo de incubación de los huevos fue comparable con el reportado por Di Giacomo (2005) para el norte de Argentina, aunque menor que el reportado por De la Peña (2005) para el centro del país (14-15 días) o por Duca (2007) para *N. fasciata* en Brasil. Sólo uno de los individuos de la pareja incubó los huevos (probablemente la hembra, Skutch 1989, Isler e Isler 1999). Un periodo de incubación de 12 días es en general comparable al rango de incubación reportado para la familia Thraupidae (12-14 días, Isler e Isler 1999) y más semejante a los reportes del hemisferio norte que a los de regiones tropicales y subtropicales de Sudamérica (14-18 días, Auer y col. 2007, Martin y Schwabl 2008). La reducción del periodo de incubación podría estar relacionada a la disminución del tiempo de exposición a los potenciales depredadores (Martin 1987).

El periodo de permanencia de los pichones en el nido es comparable con los reportados para la mayoría de los representantes del género *Paroaria* (Sick 1997, Buzzetti y Silva 2005, De la Peña 2005, Di Giacomo 2005). Sin embargo, en *N. fasciata* los periodos de permanencia de los pichones en el nido fueron menores (9-12 días, Alves y Cavalcanti 1990, Duca 2007). Estos periodos también son comparables con los reportados por Auer y col. (2007) para paseriformes de nidos abiertos en bosques templados de Argentina. Periodos de permanencia en el nido de 14-15 días son más similares a los de aves tropicales que aves del hemisferio norte (~10 días, ver Russell y col. 2004). Mayor tiempo cuidando y alimentando a los pichones podría estar relacionado a una mayor supervivencia de los pichones en el nido (ver Martin 1996) y también de los volantones luego de abandonar el nido (Skutch 1976, Rowley y col. 1991, Franklin y col. 1995). Futuros estudios deberían focalizarse en la comprobación de esta hipótesis.

En regiones tropicales de Sudamérica es comúnmente aceptado que las aves siguen la estrategia reproductiva de tipo 'lenta' en comparación con las aves del hemisferio norte (ver Martin 1996). Esta estrategia indica que las aves tropicales tienen pequeños tamaños de puesta (2-4 huevos), varias puestas por temporada, largos periodos de incubación (15-18 días) y permanencia de los pichones en el nido (14-16 días), mayor tiempo hasta la independencia total de los pichones en relación a las aves del hemisferio norte y mayor supervivencia de individuos adultos que los pares del hemisferio norte (ver Martin 1996). También se ha indicado que las historias de vida entre las aves de regiones tropicales y templadas de Sudamérica muestran estrecha similitud (Yom-Tov 1987, Rowley y Russell 1991, Martin 1996). De manera general, la información reportada en este capítulo apoya la hipótesis de una estrategia de

reproducción 'lenta' en los cardenales comparable a la de las aves tropicales: pequeño tamaño de puesta (2-4 huevos), varias puestas por temporada (3-5 intentos) y largos periodos de permanencia de los pichones en el nido (14-16 días). Sin embargo, el periodo de incubación es más similar al de las aves del hemisferio norte que a las neotropicales.

La reducción de nidada en el estadio de pichones se produjo por la muerte del tercer/cuarto pichón en eclosionar, vinculado probablemente con insuficiencias en la entrega de alimento. Esta reducción de nidada fue más frecuente en los nidos en donde eclosionaron entre tres y cuatro pichones. En el mismo sentido, la masa corporal asintótica de los pichones al abandonar el nido fue menor en los nidos con tres y cuatro pichones en relación a los nidos con uno y dos pichones. Muchos estudios han demostrado experimentalmente que los pichones de nidadas más pequeñas tienen mejores condiciones corporales en comparación con nidadas de mayor tamaño (Martin 1987, Tinbergen y Boerlijst 1990, Saino y col. 1997, 2001, Sanz y Tinbergen 1999, Burness y col. 2000, Pettifor y col. 2001, Sanz y col. 2002, Horak 2003, Naguib y col. 2004, Bañbura y col. 2008). Estas mejores condiciones corporales en los pichones de nidadas pequeñas probablemente estén relacionadas a mayores frecuencias en la entrega de alimentos. Para algunos autores (Naef-Daenzer y Keller 1999, Bañbura y col. 2001, Dickens y col. 2008), las nidadas pequeñas también estarían relacionadas a cuidados parentales más extensos y mayores posibilidades de supervivencia futura.

Los recursos alimenticios para poblaciones silvestres de aves tienden a ser variables a lo largo de la temporada (Lack 1954, Martin 1987, Perrins 1991). Estas variaciones en la disponibilidad de alimento posiblemente expliquen las diferencias en la masa corporal alcanzada por los pichones en el sexto día de edad a lo largo de la temporada, sugiriendo que los recursos alimenticios serían más abundantes hacia el final de la temporada. La mayor masa corporal de los pichones hacia el final de la temporada podría estar asociada a una mayor concentración de semillas en el suelo durante el verano y al periodo de fructificación del Tala (consumido frecuentemente por los cardenales; L. Segura, datos no presentados).

Los primeros dos pichones en eclosionar alcanzaron proporcionalmente mayor masa corporal que los pichones que eclosionan en tercer y cuarto lugar. El primer y segundo pichón eclosionaron juntos y prácticamente no hubo diferencias en su tamaño. El tercer pichón eclosionó al día siguiente y el cuarto dos días después, lo que probablemente provocó diferencias de tamaño entre los pichones. La asincronía en la

eclosión de los pichones es frecuente entre las aves (Clark y Wilson 1981; Stenning 1996; Stoleson y Beissinger 1995, Viñuela 2000) y promueve jerarquías entre los pichones (Stokland y Amundsen 1988; Viñuela 1996). Estas diferencias de tamaño podrían llevar a los últimos pichones en eclosionar a recibir menos alimento de los padres por competencia directa con los hermanos de mayor tamaño (Clutton-Brock 1991) y así reducir sus probabilidades de supervivencia (hipótesis de reducción de nidada, Lack 1954).

Los datos obtenidos en el presente capítulo permiten contar con información básica acerca de los principales parámetros reproductivos de una población de cardenales en los Talaes bonaerenses. En los próximos tres capítulos se analizarán y discutirán aspectos de la biología reproductiva relacionados al impacto del parasitismo de *Philornis seguyi* sobre el crecimiento y la supervivencia de los pichones (Capítulo 5), efecto del parasitismo de cría del Tordo Renegrido (*Molothrus bonariensis*) sobre los nidos y las principales defensas antiparasitarias (Capítulo 6) y la supervivencia de nidos asociada a distintas variables temporales y ambientales (Capítulo 7).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alves, M. A. S. y R. B. Cavalcanti. 1990. Ninhos, ovos e crescimento de filhotes de *Neothraupis fasciata*. Ararajuba, Revista Brasileira de Ornitologia 1: 91–94.
- Auer, S. K., R. D. Bassar, J. J. Fontaine y T. E. Martin. 2007. Breeding biology of songbirds in a subtropical montane forest in northwestern Argentina. Condor 109: 321–333.
- Bañbura J., P. Perret, J. Blondel, A. Sauvages, M. J. Galan y M. M. Lambrechts. 2001. Sex differences in parental care in a Corsican Blue Tits *Parus caeruleus* population. Ardea 89: 517–526.
- Bañbura, J., J. Skwarska, A. Kaliński, J. Wawrzyniak, R. Słomczyński, M. Bañbura y P. Zieliński. 2008. Effects of brood size manipulation on physiological condition of nestling Blue Tits *Cyanistes caeruleus*. Acta Ornithologica 43: 129–138.
- Banchs, R. A. y R. M. Fraga. 1994. Supervivencia de nidos del Cardenal de Cresta Roja (*Paroaria coronata*) en ambientes modificados del chaco argentino. Vida Silvestre Neotropical 3: 91–95.

- BirdLife International. 2004. State of the World's Birds: Indicators for Our hanging World. Cambridge, Inglaterra.
- Bosque, C. y M. T. Bosque. 1995. Nest predation as a selective factor in the evolution of developmental rates in altricial birds. *American Naturalist* 145: 234–260.
- Burness, G. P., G. B. McClelland, S. L. Wardrop y P. W. Hochachka. 2000. Effect of brood size manipulation on offspring physiology: an experiment with passerine birds. *Journal of Experimental Biology* 203: 3513–3520.
- Buzzeti, D. y S. Silva. 2005. Berços da vida. Ninhos de aves brasileiras. Ed. Terceiro Nome. São Paulo, Brazil.
- Case, T. J. 1978. On the evolution and adaptive significance of postnatal growth rates in the terrestrial vertebrates. *Quarterly Review of Biology* 53: 243–282.
- Cherrie, G. K. 1916. A contribution to the ornithology of the Orinoco region. The Museum of The Brooklyn Institute Arts and Sciences. *Science Bulletin* 2: 133–374.
- Christians, J. K. 2002. Avian egg size: variation within species and inflexibility within individuals. *Biological Reviews* 77: 1–26.
- Clark, A. B. y D. S. Wilson. 1981. Avian breeding adaptations: hatching asynchrony brood reduction, and nest failure. *Quarterly Review of Biology* 56: 253–277.
- Clutton-Brock, T. H. 1991. The evolution of parental care. Princeton University Press. Princeton, New Jersey, Estados Unidos de América.
- Contreras, J. R., 1990. Datos reproductivos de 45 especies de aves Passeriformes que anidan en el valle aluvial del Riachuelo, noroeste de Corrientes, Argentina. *Nótulas Faunísticas* 22: 1–4.
- Cruz, A. y R. W. Andrews. 1989. Observations on the breeding biology of passerines in a seasonally flooded savanna in Venezuela. *Wilson Bulletin* 101: 62–76.
- Daan, S., C. Dijkstra, R. Drent y T. Meijer. 1988. Food supply and the annual timing of avian reproduction. En Ouellet, H. (ed.). *Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologici*. National Museum of Natural Sciences. Ontario, Canadá.

- De la Peña, M. R. 2005. Reproducción de las aves Argentinas (con descripción de pichones). LOLA, Buenos Aires, Argentina.
- Dickens, M., D. Berridge y I. R. Hartley. 2008. Biparental care and offspring begging strategies: hungry nestling blue tits move towards the father. *Animal Behaviour* 75: 167–174.
- Di Giacomo, A. G. 2005. Aves de la Reserva El Bagual. En Di Giacomo, A. G. y S. F. Krapovickas (eds.). Historia natural y paisaje de la Reserva El Bagual. Temas de Naturaleza y Conservación 4. Aves Argentinas / Asociación Ornitológica del Plata, Argentina.
- Dornas, T. 2008. Descrição de ninho e ovos do cardeal-de-Góias *Paroaria baeri* e relato de nidoparasitismo na região do Cantão, vale do rio Araguaia, Tocantins, Brasil. *Cotinga* 30: 68–69.
- Duca, C. 2007. Biología e conservação de *Neothraupis fasciata* (Aves: Thraupidae) no Cerrado do Brasil Central. Tesis de Doctorado. Universidade de Brasília, Brasil.
- Franklin, D. C., I. J. Smales y M. A. Miller. 1996. The reproductive biology of the Helmeted Honeyeater, *Lichenostomus melanops cassidix*. *Wildlife Research* 22: 173–191.
- Greeney, H. F. y P. A. Merino. 2006. Notes on the breeding birds from the Cuyabeno Faunistic Reserve in North Eastern Ecuador. *Boletín de la Sociedad Antioqueña de Ornitología* 16: 46–54.
- Greeney, H. F., R. A. Gelis y R. White. 2004. Notes on breeding birds from an Ecuadorian lowland forest. *Bulletin British Ornithologists' Club* 124: 28–37.
- Hansson, B., S. Bensch y D. Hasselquist. 2000. The quality and timing hypotheses evaluated using data on Great Reed Warblers. *Oikos* 90: 575–581.
- Hilty, S. L. y W. L. Brown. 1986. A guide to the birds of Colombia. Princeton University Press. Princeton, New Jersey Estados Unidos de América.
- Horak, P. 2003. When the pay the cost of reproduction? A brood size manipulation experiment in great tits (*Parus major*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 54: 105–112.
- Hornik, K. 2010. The R FAQ. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. Disponible online en <http://CRAN.R-project.org/doc/FAQ/R-FAQ.html>. Acceso 10 de septiembre de 2010.

- Isler, M. L. y P. R. Isler. 1999. The Tanagers: natural history, distribution, and identification. Smithsonian Institution Press, Washington, Estados Unidos de América.
- Jetz, W., C. H. Sekercioglu y J. E. M. Watson. 2008. Ecological correlates and conservation implications of overestimating species geographic ranges. *Conservation Biology* 22: 110–119.
- Lack, D. 1954. The natural regulation of animal numbers. Clarendon Press. Oxford, Inglaterra.
- Long, A. J. y M. F. Heath. 1994. Nesting ecology and helping behavior in the Azure-rumped Tanager in Mexico. *Condor* 96: 1095–1099.
- Martin, T. E. 1987. Food as a limit on breeding birds: a lifehistory perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 453–487.
- Martin, T. E. 1995. Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation and food. *Ecological Monographs* 65: 101–127.
- Martin, T. E. 1996. Life history evolution in tropical and south temperate birds: what do we really know? *Journal of Avian Biology* 27: 263–272.
- Martin, T. E. 2002. A new view for avian life history evolution tested on an incubation paradox. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 269: 309–316.
- Martin, T. E. 2004. Avian life-history evolution has an eminent past: does it have a bright future? *Auk* 121: 289–301.
- Martin, T. E. y H. Schwabl. 2008. Variation in maternal effects and embryonic development rates among passerine species. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 363: 1663–1674.
- Martin, T. E., P. R. Martin, C. R. Olson, B. J. Heidinger y J. J. Fontaine. 2000. Parental care and clutch sizes in North and South American birds. *Science* 287: 1482–1485.
- Martin, T. E., S. K. Auer, R. D. Bassar, A. M. Niklison y P. Lloyd. 2007. Geographic variation in avian incubation periods and parental influences on embryonic temperature. *Evolution* 61: 2558–2569.
- Mason, P. 1985. The nesting biology of some passerines of Buenos Aires. *Ornithological Monographs* 36: 954–972.
- Monaghan, P. y R. G. Nager. 1997. Why don't birds lay more eggs? *Trends in Ecology and Evolution* 12: 270–274.

- Moreau, R. E. 1944. Clutch size: a comparative study, with special reference to African birds. *Ibis* 86: 286–347.
- Naef-Daenzer, B. y L. F. Keller. 1999. The foraging performance of Great and Blue Tits (*Parus major* and *P. caeruleus*) in relation to caterpillar development, and its consequences for nestling growth and fledging weight. *Journal of Animal Ecology* 68: 708–718.
- Naguib, M., K. Riebel, A. Marzal y D. Gil. 2004. Nestling immunocompetence and testosterone covary with brood size in a songbird. *Proceedings of the Royal Society B* 271: 833–838.
- Nice, M. M. 1954. Problems of incubation periods in North American birds. *Condor* 56: 173–197.
- Pendleton, E. 1996. Domestic breeding of the Brazilian Cardinal. *A.F.A. Watchbird* 23: 9–12.
- Pettifor, R. A., C. M. Perrins y R. H. McCleery. 2001. The individual optimization of fitness: variation in reproductive output including clutch size, mean nestling mass and offspring recruitment, in manipulated broods of Great Tits *Parus major*. *Journal of Animal Ecology* 70: 62–79.
- Perrins, C. M. 1970. The timing of birds breeding seasons. *Ibis* 112: 242–255.
- Perrins, C. M. 1991. Tits and their caterpillar food supply. *Ibis* 133: 49–54.
- Richner, H. 1991. The growth dynamics of sexually dimorphic birds and Fisher's sex ratio theory: does sex-specific growth contribute to balanced sex ratios? *Functional Ecology* 5: 19–28.
- Richner, H., P. Schneiter y H. Stirnimann. 1989. Life-history consequences of growth rate depression: An experimental study on Carrion Crows (*Corvus corone corone* L.). *Functional Ecology* 3: 617–624.
- Ricklefs, R. E. 1966. The temporal component of diversity among species of birds. *Evolution* 20: 235–242.
- Ricklefs, R. E. 1967. A graphical method of fitting equations to growth curves. *Ecology* 48: 978–983.
- Ricklefs, R. E. 1990. *The economy of nature: A textbook in basic ecology*. Chiron Press. New York, Estados Unidos de América.
- Ricklefs, R. E. 2000. Lack, Skutch, and Moreau: the early development of life history thinking. *Condor* 102: 3–8.

- Ricklefs, R. E. y M. Wikelski. 2002. The physiology/lifehistory nexus. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 462–468.
- Roff, D. 1992. *The evolution of life histories: theory and analysis*. Chapman y Hall. New York, Estados Unidos de América.
- Rowley, I. y E. Russell. 1991. Demography of passerines in the temperate southern hemisphere. En Perrins, C. M., J. D. Lebreton y G. J. M. Hirons (eds.). *Bird population studies: relevance to conservation and management*. University Press, Oxford, Inglaterra.
- Rowley, I., M. Brooker y E. Russell. 1991. The breeding biology of the Splendid Fairy-Wren *Malurus splendens*: The significance of multiple broods. *Emu* 91: 197–221.
- Russell, E. M., Y. Yom-Tov y E. Geffen. 2004. Extended parental care and delayed dispersal: northern, tropical and southern passerines compared. *Behavioral Ecology* 15: 831–838.
- Saino, N., S. Calza y A. P. Møller. 1997. Immunocompetence of nestling Barn Swallows in relation to brood size and parental effort. *Journal of Animal Ecology* 66: 827–836.
- Saino, N., R. Martinelli y A. P. Møller. 2001. Growth, immunity, and begging behaviour of nestling Barn Swallows (*Hirundo rustica*) in relation to hatch order. *Journal of Avian Biology* 32: 263–270.
- Sanz, J. J. y J. M. Tinbergen. 1999. Energy expenditure, nestling age, and brood size: an experimental study of parental behaviour in the Great Tit *Parus major*. *Behavioral Ecology* 10: 598–606.
- Sanz, J. J., J. Moreno, E. Arriero y S. Merino. 2002. Reproductive effort and blood parasites of breeding pied flycatchers: the need to control for interannual variation and health stage. *Oikos* 96: 299–306.
- Sick, H. 1997. *Ornitologia Brasileira*. Nova Fronteira, Rio de Janeiro, Brasil.
- Siegel, S. y N. J. Castellan. 1989. *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. Segunda edición. McGraw-Hill, Singapur.
- Skutch, A. F. 1976. *Parent birds and their young*. University of Texas Press, Austin, Estados Unidos de América.
- Skutch, A. F. 1985. Clutch size, nesting success, and predation on nests of Neotropical birds, reviewed. *Ornithological Monographs* 36: 575–594.

- Skutch, A. F. 1989. Life of the Tanager. Cornell University Press, New York, Estados Unidos de América.
- Stearns, S. C. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press, Oxford, Inglaterra.
- Stenning, M. J. 1996. Hatching asynchrony, brood reduction and other rapidly reproducing hypotheses. *Trends in Ecology y Evolution* 11: 243–246.
- Stiles, F. G. y A. F. Skutch. 2003. Guía de Aves de Costa Rica. Instituto Nacional de Biodiversidad. Editorial INBio. Costa Rica.
- Stokland, J. N. y T. Amundsen. 1988. Initial size hierarchy in broods of the shag: relative significance of egg size and hatching asynchrony. *Auk* 105: 308–315.
- Stoleson, S. H. y S. R. Beissinger. 1995. Hatching asynchrony and the onset of incubation in birds, revisited: when is the critical period? *Current Ornithology* 12: 191–270.
- Sutherland, W. J. 2000. The conservation handbook. Research, management, and policy. Blackwell Science, Oxford, Inglaterra.
- Thomas, B. T. 1979. The birds of a ranch in the Venezuelan llanos. En Eisenberg, J. F. (ed.). *Vertebrate ecology of the northern Neotropics*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. Estados Unidos de América.
- Tinbergen, J. M. y M. Boerlijst. 1990. Nestling weight and survival of individual Great Tits (*Parus major*). *Journal of Animal Ecology* 59: 1113–1127.
- UNEP-WCMC. 2010. UNEP-WCMC Species Database: CITES-Listed Species. Disponible online en <http://www.unep-wcmc.org>. Acceso 13 de septiembre de 2010.
- Vasconcelos, M. F., M. S. Werneck y M. R. de la Peña. 2006. Observação sobre a construção de um ninho de cavalaria (*Paroaria capitata*) com material industrializado. *Revista Brasileira de Ornitologia* 14: 167–168.
- Verhulst, S., J. H. V. Balen y J. M. Tinbergen. 1995. Seasonal decline in reproductive success of the Great Tit: variation in time or quality? *Ecology* 76: 2392–2403.
- Viñuela, J. 1996. Establishment of mass hierarchies in broods of the Black Kite *Milvus migrans*. *Condor* 98: 93–99.

- Viñuela, J. 2000. Opposing selective pressures on hatching asynchrony: egg viability, brood reduction, and nestling growth. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 48: 333–343.
- Winkler, D. W. y P. E. Allen. 1996. The seasonal decline in Tree Swallow clutch size: physiological constraint or strategic adjustment. *Ecology* 77: 922–932.
- Wood, T. M., F. Gallo y P. K. Donahue. 1992. Observations at a Paradise Tanager nest. *Wilson Bulletin* 104: 360–362.
- Yom-Tov Y. 1987. The reproductive rate of Australian passerines. *Australian Wildlife Research* 14: 319–330.
- Yom-Tov Y, M. I. Christie y G. J. Iglesias. 1994. Clutch size in passerines of southern South America. *Condor* 96: 170–177.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall. Inglewood Cliffs. New Jersey, Estados Unidos de América.

CAPÍTULO 5

EFFECTOS DE MOSCAS ECTOPARÁSITAS (*PHILORNIS* SPP.) SOBRE EL CRECIMIENTO Y SUPERVIVENCIA DE LOS PICHONES DE CARDENAL COMÚN

RESUMEN

Las aves son hospedadoras de una gran variedad de ectoparásitos incluyendo a las larvas de moscas del género *Philornis*. Muchas especies de *Philornis* tienen larvas subcutáneas que parasitan pichones altriciales, alimentándose de sus células sanguíneas o de sus tejidos. El objetivo de este capítulo es analizar las interacciones entre las moscas ectoparásitas del género *Philornis* y la biología reproductiva del Cardenal Común. Los análisis se centraron en: 1) cambios en la prevalencia de parasitismo a lo largo de la temporada, 2) efecto del parasitismo sobre el crecimiento y supervivencia de los pichones y 3) asociación entre las características del sitio de nidificación a diferentes escalas (árbol-nido, vegetación en los alrededores del nido y paisaje) y la probabilidad de ocurrencia de parasitismo. Se colectaron datos en tres temporadas reproductivas consecutivas en un área de bosque cercano al límite sur de distribución de la especie parásita. La prevalencia de parasitismo fue de 28% y aumentó con el avance de la temporada. El parasitismo tuvo un efecto subletal (menores tasas de crecimiento de los pichones que sobreviven) y letal (menores tasas de supervivencia de los pichones). La supervivencia de los pichones estuvo negativamente asociada con el tiempo transcurrido desde su eclosión hasta la infestación. El parasitismo de *Philornis* no estuvo asociado a las características de la vegetación a nivel del árbol-nido o en el entorno cercano al nido, pero estuvo asociado con la estructura del bosque a nivel del paisaje. La prevalencia de parasitismo fue mayor en los cordones de bosque paralelos al río que en los parches de

bosque aislados. Sin embargo, no se observó un incremento en el uso de los parches de bosque por el cardenal, sugiriendo que el uso de sitios de nidificación con mayor prevalencia de parasitismo podría ser consecuencia de una alta densidad de cardenales en el área.

INTRODUCCIÓN

Los pichones de aves son hospedadores de una gran variedad de ectoparásitos que aprovechan la disponibilidad de alimento que provee el corto periodo de desarrollo de los pichones (Loye y Carroll 1995). Tres familias dentro del Orden Diptera (Calliphoridae, Muscidae y Piophilidae) reúnen a la mayoría de las larvas hematófagas que parasitan a las aves (Uhazy y Arendt 1986, Ferrar 1987). Dentro de los mscidos, la gran mayoría de las especies del género *Philornis* parasitan pichones (y en algunas ocasiones adultos) de aves que nidifican en nidos abiertos y cerrados en el Neotrópico (Arendt 1985a, b). Los estudios sobre las interacciones de las moscas ectoparásitas del género *Philornis* y sus hospedadores han estado restringidos a unas pocas especies (i.e. *P. downsi* y los Pinzones de Darwin en Galápagos, Fessl y col. 2001, Fessl y Tebbich 2002, Fessl y col. 2006a, b, Dudaniec y col. 2006, Dudaniec y col. 2007, Huber 2008), o a especies de distribución tropical o subtropical (ver Dudaniec y Kleindorfer 2006).

El género *Philornis* incluye a unas 50 especies de moscas, todas ectoparásitas de aves (Couri y Carvalho 2003, Dudaniec y Kleindorfer 2006). Los ciclos de vida de muchas de estas especies, así como las relaciones con sus hospedadores son poco conocidos (Couri 1999, Teixeira 1999, Dudaniec y Kleindorfer 2006). Las moscas de este género se distribuyen desde el centro de Argentina hasta el sur de Estados Unidos de América (Couri 1999, Fessl y col. 2001). Se han reportado moscas de *Philornis* infestando al menos 127 especies de aves y para la mayoría de las especies de *Philornis* se ha encontrado una baja especificidad parásito-hospedador (Couri 1991, Teixeira 1999). Los adultos son de vida libre y se alimentan de materia orgánica en descomposición (Teixeira 1999), mientras que la mayoría de las larvas son ectoparásitos de pichones de aves. La mayoría de las especies de *Philornis* presentan larvas subcutáneas, otras son semihematófagas (i.e., *P. downsi*) y unas pocas especies viven libres asociadas a los nidos de las aves adoptando una alimentación coprófaga (Couri y col. 2005, Dudaniec y Kleindorfer 2006). La infestación se produce en cualquier estadio de crecimiento de los pichones, aunque es más frecuente inmediatamente después de la

eclosión (Arendt 1985b, Delannoy y Cruz 1988, 1991, Spalding y col. 2002, Rabuffetti y Reboreda 2007). Las larvas subcutáneas se alimentan de restos de tejidos, fluidos y células sanguíneas del hospedador (Uhazy y Arendt 1986) y permanecen en los pichones 5-8 días (Arendt 1985b, Young 1993, Rabuffetti y Reboreda 2007, Quiroga 2009). Luego abandonan el pichón para formar un pupario en el material del nido (Uhazy and Arendt 1986). Las moscas adultas emergen del pupario en 1-3 semanas (Oniki 1983, Young 1993, Rabuffetti and Reboreda 2007, Quiroga 2009).

Muchos estudios indican que el parasitismo de *Philornis* produce un efecto subletal (disminución de las tasas de crecimiento) o letal (disminución de la supervivencia de los pichones en el nido) sobre sus hospedadores (Arendt 1985a, b, Delannoy y Cruz 1991, Young 1993, Fessl y Tebbich 2002, Rabuffetti y Reboreda 2007). Una de las variables que aparece como determinante de la supervivencia de un pichón es la intensidad de parasitismo (o el número de larvas por pichón, ver Dudaniec y Kleindorfer 2006). Algunos estudios han encontrado que entre 5-6 larvas son suficientes para causar la muerte de un pichón (Arendt 1985b, Delannoy y Cruz 1991), aunque otros autores encontraron que una intensidad similar no es letal (Nores 1995), causando sólo una disminución en las tasas de crecimiento de los pichones (Young 1993). La otra variable capaz de influenciar la supervivencia de los pichones es la edad a la que un pichón es infestado (o latencia de infestación, Arendt 1985a, 2000, Rabuffetti y Reboreda 2007), aunque esta asociación ha sido poco estudiada. Por otro lado, la prevalencia de parasitismo (porcentaje de nidos con larvas) aumenta con el avance de la temporada reproductiva (Arendt 1985a, b, Young 1993, Rabuffetti y Reboreda 2007), aunque algunos estudios no encontraron esta tendencia (Nores 1995, Fessl y Tebbich 2002, Quiroga 2009).

Finalmente, un aspecto que ha sido muy poco estudiado es la asociación entre las características del sitio de nidificación y la prevalencia e intensidad de parasitismo, a excepción del trabajo de O'Connor y col. (2010a) que reporta una mayor prevalencia e intensidad de parasitismo de *P. downsi* en bosques húmedos de altura en relación a los bosques áridos bajos de las Islas Galápagos. Estos autores también sugieren que el tamaño y la continuidad de los parches de bosque podrían influenciar la capacidad de dispersión de estas moscas parásitas.

El bosque en el sitio de estudio de esta tesis es heterogéneo en su composición y distribución (ver Área de estudio en Capítulo 2) ofreciendo a los cardenales una gran variedad de sitios donde construir sus nidos. Las características de estos sitios podrían

influir en la prevalencia e intensidad de parasitismo sobre los nidos. Según Loye y Carroll (1998), las características de un sitio de nidificación podrían ayudar a predecir las probabilidades de parasitismo de un nido en un ambiente dado.

El Cardenal Común ha sido previamente mencionado como hospedador de *Philornis* (De la Peña y col. 2003), pero las características de estas interacciones son aún desconocidas. El objetivo general de este capítulo es analizar las interacciones entre las moscas ectoparásitas del género *Philornis* y el Cardenal Común. Los objetivos particulares son: 1) analizar las tendencias temporales en la prevalencia e intensidad de parasitismo, 2) evaluar la influencia del parasitismo en el crecimiento y supervivencia de los pichones y 3) determinar la asociación entre las características del sitio de nidificación a diferentes escalas (árbol-nido, vegetación en los alrededores del nido y paisaje) y la probabilidad de ocurrencia de parasitismo. En este contexto se trabajará sobre dos hipótesis: 1) la supervivencia de los pichones de cardenal está negativamente asociada a la intensidad de parasitismo y positivamente asociada a la latencia de infestación, 2) los nidos en los parches de bosque aislado tienen menor prevalencia de parasitismo que los nidos en el cordón de bosque paralelo al río debido a que las áreas de pastizal que separan los parches del cordón de bosque podrían actuar como barreras en la dispersión de las moscas parásitas.

MÉTODOS

Especie parásita estudiada

En el sitio de estudio, la única especie descripta hasta la fecha es *P. seguyi* (Couri y col. 2005, Rabuffetti y Reboreda 2007, Fig. 5.1). Se colectaron larvas de pichones de Calandria Común (*Mimus saturninus*, $n = 21$) y Ratona Común (*Troglodytes aedon*, $n = 9$) en el sitio de estudio y se las colocó en frascos individuales de 20 cm³ que contenían algodón. En cada frasco se colocaron hasta 5 larvas. Los frascos con las larvas fueron depositados en un lugar cálido y húmedo y expuestos a un ciclo natural de luz-oscuridad. Los frascos se revisaron diariamente hasta que se observó el emergimiento de las moscas adultas. Todos los individuos adultos fueron identificados como *P. seguyi* (García 1952, Couri y col. 2009) por M. Quiroga. Quiroga (2009) describió el ciclo de vida de esta especie (Fig. 5.2), indicando que sus larvas son subcutáneas y permanecen en el pichón entre 5-6 días alcanzando una longitud de aproximadamente 10 mm y una masa corporal de 0,12 g. Luego de 24 hs de parasitados los pichones es posible detectar la presencia de la larva sobre el tegumento del pichón y

luego de 3-4 días el cuerpo de las larvas forma una marcada protuberancia donde se puede observar en uno de los extremos el espiráculo por donde respira la larva (Rabuffetti y Reboreda 2007; Fig. 5.3). Cuando la larva completa el crecimiento abandona al hospedador para formar un pupario, generalmente en la base del nido (Rabuffetti y Reboreda 2007, Quiroga 2009). Debido a la escasa cantidad de material en la base del nido de los cardenales (ver detalles en Cap 4), en este hospedador las larvas no forman el pupario en la base del nido sino que caen al suelo para completar allí su desarrollo. La mosca adulta emerge del pupario luego de aproximadamente 10 días (Quiroga 2009).



Figura 5.1. Ejemplar adulto de mosca de *P. seguyi*. [Fotografía de Martín Quiroga].

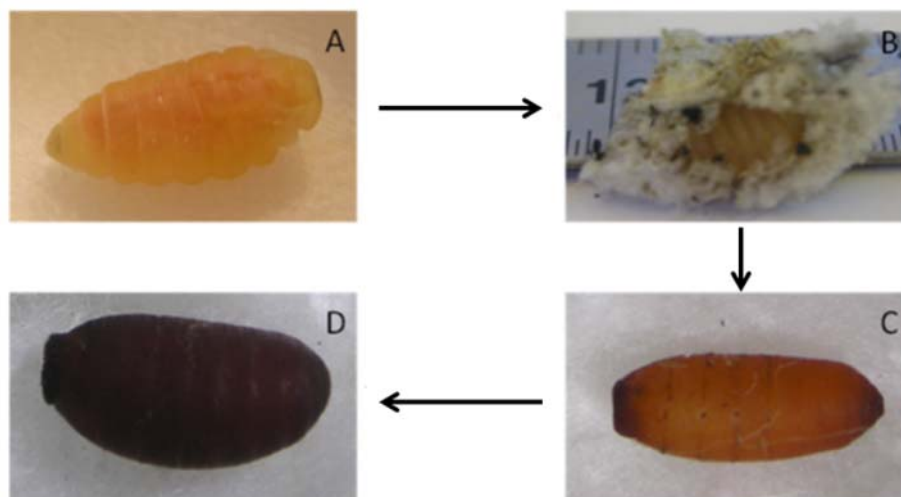


Figura 5.2. Imágenes de una larva (A) y puparios (B-D) en el ciclo de vida de *P. seguyi*. [Fotografías de Martín Quiroga].

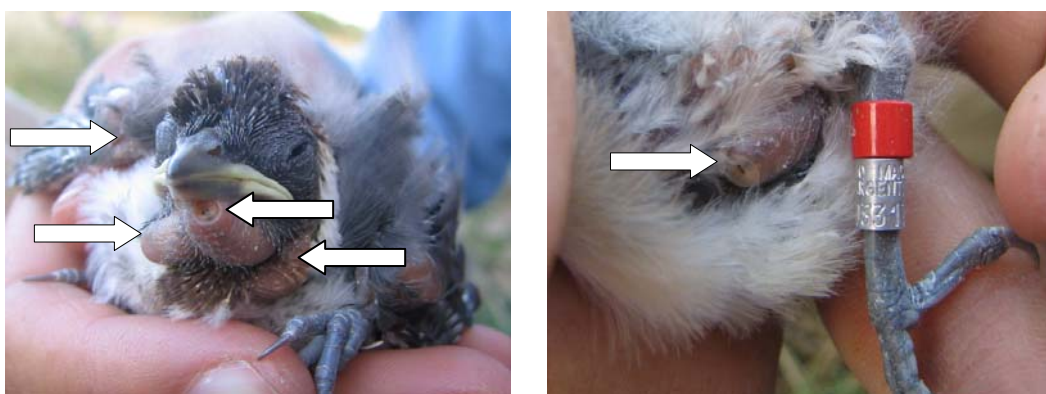


Figura 5.3. Imágenes de larvas de *P. seguyi* en el tegumento de pichones de Cardenal Común.

Obtención de datos

Para este análisis se utilizaron 131 de los 367 nidos disponibles en las tres temporadas reproductivas (2005-2006, 2006-2007 y 2007-2008), ya que sólo se consideraron los nidos en que los pichones sobrevivieron al menos hasta el sexto día luego de la eclosión del primer pichón ($n = 36, 45$ y 50 , respectivamente para la primera, segunda y tercera temporada reproductiva). Se utilizó este criterio porque la infestación de los pichones por larvas de *P. seguyi* se produjo entre los días 1-6 desde la eclosión del primer pichón (ver resultados). En consecuencia, la inclusión de nidos depredados antes de que los pichones cumplieran seis días de edad resultaría en una subestimación de la frecuencia de parasitismo (calculada como el número de nidos con uno o más pichones infestados sobre el número total de nidos con pichones disponibles para parasitar).

Los nidos fueron revisados a diario hasta que eclosionaron todos los pichones y luego cada dos días hasta que los pichones abandonaron el nido o el nido fracasó. Los pichones fueron cuidadosamente inspeccionados para detectar la presencia de las larvas sobre el tegumento. En cada nido se registró: 1) día de eclosión de cada pichón, 2) número de pichones eclosionados, 3) edad de cada pichón al momento de detectar la infestación, 4) fecha de fallo del nido o fecha en que los pichones abandonaron exitosamente el nido y 5) número de pichones que abandonaron con éxito el nido. En cada una de las visitas se registró además para cada pichón: 1) masa corporal, 2) largo del pico, tarso y ala y 3) número de larvas por pichón (intensidad de parasitismo). La metodología de medición de los pichones se presentó en el Capítulo 2 (Búsqueda y monitoreo de nidos).

Para evaluar si la estructura de la vegetación en los alrededores del nido estuvo relacionada con la probabilidad de que un nido sea parasitado, se midieron las características de la vegetación arbórea en tres escalas diferentes: 1) árbol-nido, 2) entorno cercano al nido y 3) paisaje. En la escala árbol-nido se registró: 1) especie arbórea, 2) altura del nido, 3) distancia del nido al borde de la copa del árbol y 4) cobertura de la copa. En la escala entorno cercano al nido se midió la cobertura de las copas arbóreas en un radio de 15 m alrededor del nido. Finalmente, en la escala paisaje se determinó si el nido se encontraba dentro (o en el borde) del cordón boscoso paralelo al río o en los pequeños islotes de bosque separados del cordón (ver Área de estudio en Capítulo 2).

Análisis de datos

Se determinó el destino de cada nido como exitoso, depredado o abandonado. No se observaron nidos abandonados en otras circunstancias que no fueran por el parasitismo de *P. seguyi*. Se asumió que un pichón murió a causa del parasitismo de *P. seguyi* cuando no se encontraba en el nido pero en las visitas previas ya presentaba larvas en su cuerpo o si permanecía muerto en el nido con evidencias de larvas en su cuerpo (presencia de la larva si esta aún no había abandonado el pichón o pequeñas perforaciones sobre el tegumento). En el mismo sentido, se consideró que un nido falló a causa de *P. seguyi* cuando todos los pichones murieron producto del parasitismo.

Para evaluar si hubo diferencias entre años en la frecuencia de parasitismo se utilizó una prueba de chi-cuadrado. Se utilizaron regresiones logísticas para evaluar si hubo una asociación entre el momento de la temporada reproductiva y la probabilidad de que el nido fuese parasitado (1) o no parasitados (0).

Para analizar si el incremento en el número de nidos infestados durante los meses de enero y febrero estuvo asociado con una disminución en la disponibilidad de nidos, se consideraron intervalos de 15 días y para cada intervalo se determinó la proporción de nidos que fueron parasitados. Debido al pequeño número de intervalos por año (4), se combinaron los datos de las tres temporadas reproductivas. Se utilizó una correlación de Spearman para evaluar la asociación entre el número disponible de nidos con pichones y el número de nidos infestados. Las diferencias entre años en intensidad y latencia de parasitismo en el nido se evaluaron con pruebas de Kruskal-Wallis, mientras que la relación entre intensidad de parasitismo y el momento de la temporada se evaluó con una correlación de Spearman.

Se estimó el efecto letal del parasitismo comparando la supervivencia de los pichones (definido como el cociente entre los pichones que abandonaron exitosamente el nido y el total de pichones que eclosionaron) entre nidos infestados y no infestados con una prueba de Mann-Whitney. Se utilizaron correlaciones de Spearman para evaluar la asociación entre la supervivencia de los pichones y la intensidad y latencia de parasitismo. Para estos análisis se excluyeron los nidos que fracasaron como resultado de depredación. El efecto subletal del parasitismo se estimó comparando las tasas de crecimiento (calculadas a partir de la masa corporal y la longitud del pico, tarso y ala) entre los pichones infestados y los no infestados que sobrevivieron y abandonaron exitosamente el nido mediante una prueba de Mann-Whitney. Para evitar pseudoreplicación, sólo se utilizaron los promedios por nido de estas medidas de crecimiento. Las tasas de crecimiento se calcularon como la pendiente de la recta entre cada variable y la edad del pichón entre los días 2 y 8 (día 0 = día de eclosión). Los nidos que no tuvieron al menos tres medidas entre los días 2 y 8 de edad de los pichones, fueron excluidos de este análisis. La relación entre estas variables tuvo un muy buen ajuste a una función linear para pichones de entre 2 y 8 días de edad (masa corporal: $y = 3,0x + 1,6$, $r = 0,99$, $P < 0,001$; largo del tarso: $y = 2,1x + 5,9$, $r = 0,99$, $P < 0,001$; largo del pico: $y = 0,56x + 4,9$, $r = 0,99$, $P < 0,001$; y largo del ala: $y = 4,7x - 0,79$, $r = 0,99$, $P < 0,001$; $n = 222$ medidas provenientes de 66 nidos no infestados).

Para medir la relación entre las características de la vegetación en los alrededores del nido y la probabilidad de ocurrencia de parasitismo, sólo se utilizaron los nidos cuyos pichones eclosionaron en los meses de enero y febrero, ya que la ocurrencia de parasitismo en los meses previos fue prácticamente nula (ver resultados). Las diferencias en la ocurrencia de parasitismo por especie arbórea y sitio utilizado para construir el nido se calcularon con una prueba de chi-cuadrado, mientras que se utilizaron regresiones logísticas para medir las asociaciones con la altura del árbol, la distancia al borde de la copa, la cobertura de copa del árbol-nido y del entorno.

Los análisis estadísticos se realizaron con el paquete STATISTICA 7.0. En los casos en los que las variables presentaron distribuciones claramente alejadas de la normalidad se eligieron pruebas no paramétricas, que en estas condiciones resultan más confiables que las paramétricas y pueden presentar similar potencia (Zar 1999). Los valores que se reportan son promedios \pm error estándar. Las diferencias se consideraron significativas con un valor de $P < 0,05$.

RESULTADOS

Frecuencia e intensidad de parasitismo durante la temporada reproductiva

La prevalencia de parasitismo de *P. seguyi* en las tres temporadas reproductivas combinadas fue de 28,2% (37 nidos sobre un total de 131 nidos, Tabla 5.1) y no varió entre años (prueba de chi-cuadrado; $\chi^2 = 0,85$, $df = 2$, $P = 0,65$). Se observó una asociación positiva entre la ocurrencia de parasitismo y el momento de la temporada reproductiva en que los pichones eclosionaron (regresión logística; 2005-2006, $\chi^2 = 14,2$, $df = 1$, $P < 0,001$; 2006-2007, $\chi^2 = 17,1$, $df = 1$, $P < 0,001$; 2007-2008, $\chi^2 = 36,1$, $df = 1$, $P < 0,001$). Casi todos los casos de parasitismo (36 de 37 nidos) ocurrieron en los meses de enero y febrero (Fig. 5.4). No hubo asociación entre el número de nidos con pichones disponibles para infestar y el número de nidos infestados (correlación de Spearman; $\rho = -0,20$, $P = 0,52$, $n = 12$; Fig. 5.4).

Tabla 5.1. Resumen de los datos del parasitismo de *P. seguyi* en nidos de Cardenal Común en las tres temporadas reproductivas (2005-2006, 2006-2007 y 2007-2008). Se indica la frecuencia de parasitismo y porcentaje de nidos parasitados, intensidad de parasitismo (promedio de larvas por nido y por pichón), latencia de parasitismo (tiempo transcurrido desde la eclosión del primer pichón hasta la infestación del nido) y fecha de infestación del primer nido en cada temporada reproductiva.

	2005-2006	2006-2007	2007-2008
Frecuencia de parasitismo	8/36 (22,2%)	12/45 (26,7%)	17/50 (34%)
Intensidad de parasitismo por nido (promedio \pm ES)	14,4 \pm 1,6 (rango: 9-22)	10,8 \pm 1,8 (rango: 3-26)	13,4 \pm 1,7 (rango: 3-29)
Intensidad de parasitismo por pichón (promedio \pm ES)	6,7 \pm 1,3 (rango 4,5-16)	6,5 \pm 1,4 (rango: 2,5-19)	6,4 \pm 0,9 (rango: 1,7-16)
Latencia de parasitismo por nido (promedio \pm ES)	3,0 \pm 0,38 (rango: 2-5)	3,3 \pm 0,35 (rango: 2-6)	3,2 \pm 0,39 (rango: 1-6)
Fecha de primera infestación	10 de enero	31 de diciembre	11 de enero

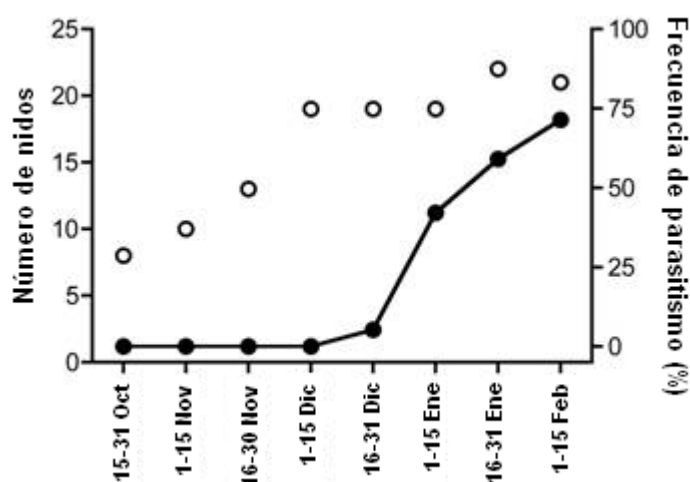


Figura 5.4. Parasitismo de *P. seguyi* en nidos de Cardenal Común en distintos momentos de la temporada reproductiva. Los círculos blancos indican el número de nidos disponibles para parasitar (i.e, nidos con pichones) en intervalos de 15 días y los círculos negros muestran el número de nidos parasitados.

En 35 de los 37 nidos infestados, todos los pichones de la camada tuvieron larvas de *P. seguyi*. La intensidad de parasitismo tuvo un promedio de $6,5 \pm 0,66$ larvas por pichón (rango = 1,6-19, $n = 37$ nidos; Fig. 5.5A) y no varió entre años (prueba de Kruskal-Wallis; $H_2 = 0,12$, $P = 0,93$; Tabla 5.1). La intensidad promedio de parasitismo por pichón no varió entre nidos con camadas de uno, dos o tres pichones ($H_2 = 3,4$, $P = 0,18$, $n = 37$) ni tampoco estuvo asociada con la fecha de eclosión de los pichones (correlación de Spearman; $\rho = 0,1$, $P = 0,55$, $n = 37$).

El tiempo transcurrido desde la eclosión del primer pichón y la infestación del nido (latencia) fue en promedio de $4,2 \pm 0,2$ días (rango = 2-6 días, $n = 35$ nidos; Fig. 5.5B). La latencia de parasitismo no varió entre años (prueba de Kruskal-Wallis; $H_2 = 0,6$, $P = 0,74$; Tabla 5.1).

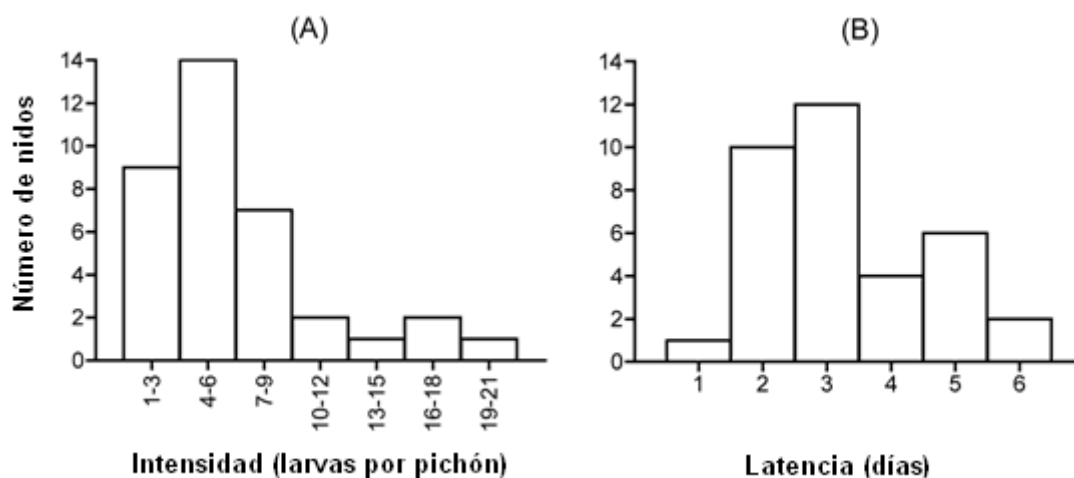


Figura 5.5. Distribución de frecuencias para el número de larvas de *P. seguyi* por pichón de Cardenal Común (intensidad de parasitismo por pichón, A) y el tiempo transcurrido desde la eclosión del primer pichón hasta la infestación del nido (latencia de parasitismo, B).

Efectos letales y subletales del parasitismo

De los 37 nidos parasitados por *P. seguyi*, 13 fueron depredados antes de que los pichones abandonaran el nido y por esta razón fueron excluidos del análisis de supervivencia de pichones. De los 24 nidos restantes, el 17% ($n = 4$) no produjo ningún volantón, en el 29% ($n = 7$) algunos pichones abandonaron exitosamente el nido mientras que otros murieron y en el 54% ($n = 13$) todos los pichones sobrevivieron. La supervivencia de pichones en nidos infestados fue de $0,6 \pm 0,07$ ($n = 24$), mientras que en los nidos no infestados fue de $0,86 \pm 0,02$ ($n = 74$). En promedio, la supervivencia de pichones fue menor en nidos infestados que en nidos no infestados (prueba de Mann-Whitney; $U = 410$, $P < 0.001$). La supervivencia de los pichones no estuvo asociada con la intensidad de parasitismo por pichón (correlación de Spearman; $\rho = -0,19$, $P = 0,37$, $n = 24$; Fig. 5.6A), pero sí estuvo asociada positivamente con la latencia de parasitismo ($\rho = 0,59$, $P = 0,002$, $n = 23$; Fig. 5.6B). Asimismo, la intensidad de parasitismo por pichón y la latencia de parasitismo estuvieron negativamente asociadas entre sí ($\rho = -0,48$, $P = 0,02$, $n = 23$).

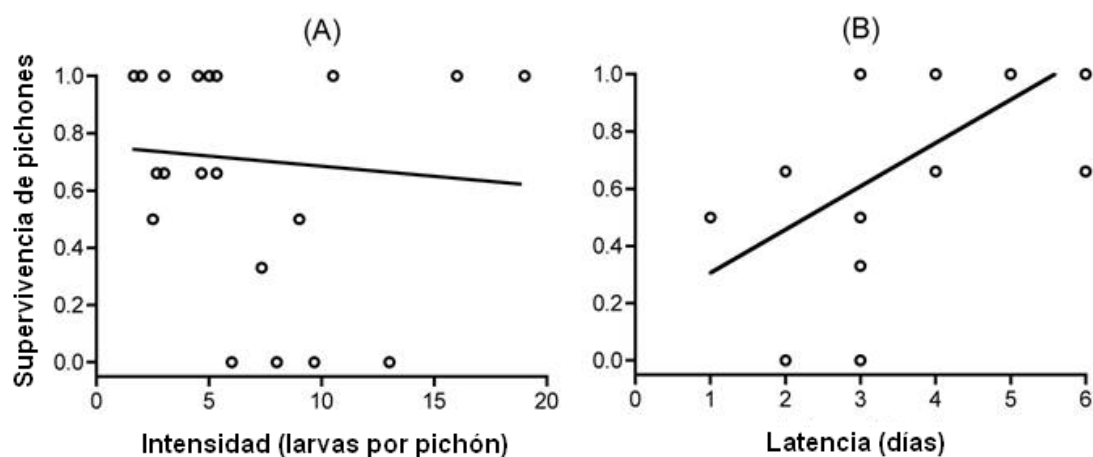


Figura 5.6. Supervivencia de pichones de Cardenal Común en relación al número de larvas por pichón (intensidad de parasitismo, A) y tiempo transcurrido desde la eclosión del primer pichón hasta la infestación del nido (latencia de parasitismo, B). Las rectas indican el tipo de asociación entre las variables.

Tabla 5.2. Resumen de las tasas de crecimiento en relación a la masa corporal, longitud del tarso, longitud del pico y longitud del ala de pichones de Cardenal Común provenientes de nidos infestados ($n = 16$) y no *infestados* ($n = 66$). Las tasas de crecimiento fueron estimadas como la pendiente de una regresión lineal entre los valores de cada variable y la edad del pichón entre los días 2 y 8 (día 0 = día de eclosión).

Variable medida	Nidos infestados	Nidos no-infestados	Prueba de Mann-Whitney
Masa corporal ($\text{g} \times \text{día}^{-1}$)	$2,5 \pm 0,1$	$2,9 \pm 0,06$	$U = 300, P = 0,002$
Largo del tarso ($\text{mm} \times \text{día}^{-1}$)	$1,8 \pm 0,1$	$2,1 \pm 0,05$	$U = 292, P = 0,002$
Largo del pico ($\text{mm} \times \text{día}^{-1}$)	$0,45 \pm 0,03$	$0,54 \pm 0,01$	$U = 314, P = 0,01$
Largo del ala ($\text{mm} \times \text{día}^{-1}$)	$4,0 \pm 0,24$	$4,5 \pm 0,11$	$U = 338, P = 0,03$

Las tasas de depredación no difirieron entre nidos infestados y no infestados para cada uno de los tres años analizados independientemente (prueba exacta de Fisher; $P = 0.54$ para 2005-6, $P = 0.21$ para 2006-7 y $P = 0.4$ para 2007-8) o combinados ($\chi^2 = 0.33$, $\text{df} = 2$, $P = 0.56$).

Como resultado del efecto subletal del parasitismo, los pichones de nidos infestados que abandonaron con éxito el nido tuvieron menores tasas de crecimiento de

masa corporal y largo de tarso, pico y ala que los pichones de nidos no infestados (Tabla 5.2, Fig. 5.7).

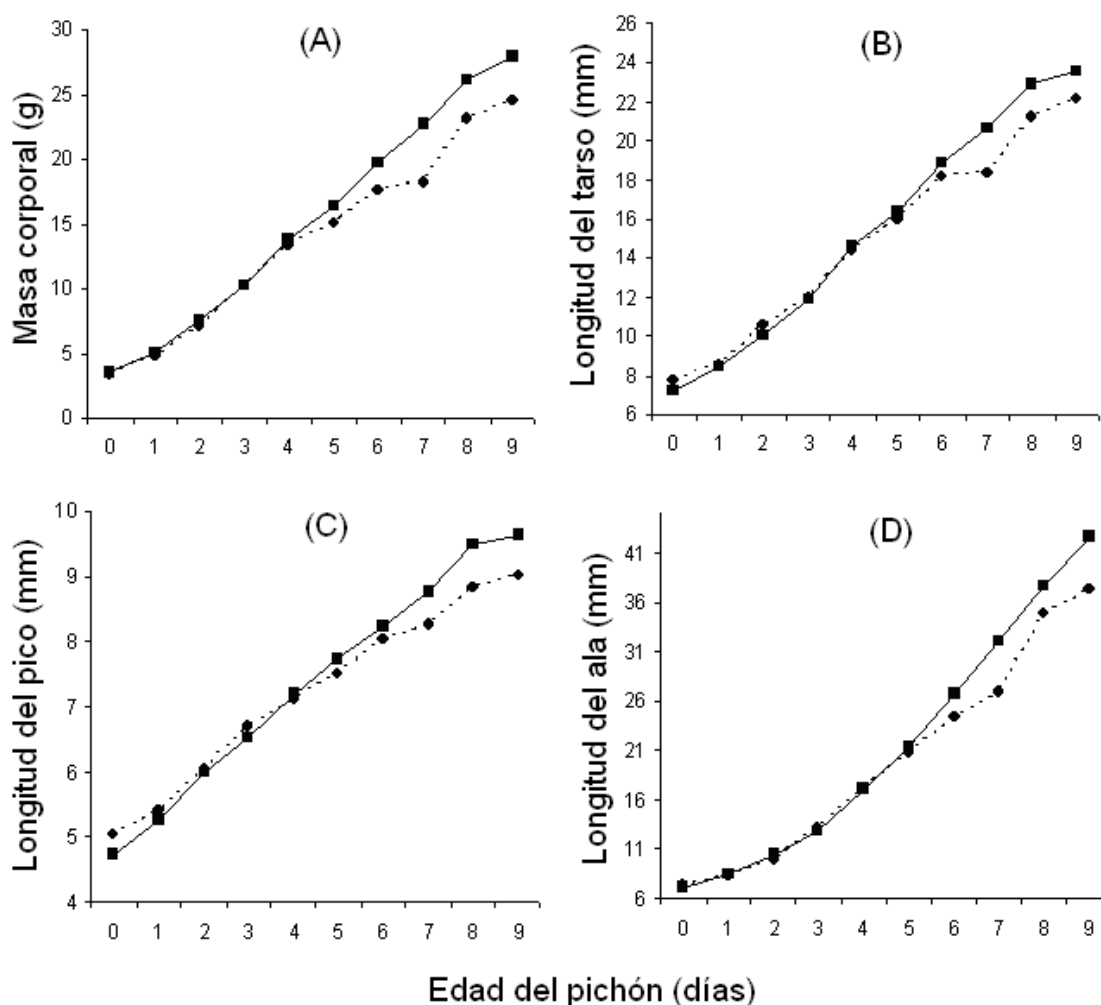


Figura 5.7. Medidas de la masa corporal (A), longitud del tarso (B), longitud del pico (C) y longitud del ala (D) para pichones de Cardenal Común entre 0-9 días de edad provenientes de nidos infestados (líneas de puntos y círculos negros, $n = 16$ nidos) y no-infestados (líneas completas y cuadrados negros, $n = 66$ nidos).

Vegetación en el entorno y ocurrencia de parasitismo

No se detectó una asociación entre la probabilidad de ocurrencia de parasitismo y la especie arbórea en donde fue construido el nido (Talas: 22/44; Coronillo: 15/23; prueba de chi-cuadrado; $\chi^2 = 0,04$, $df = 1$, $P = 0,52$). De forma similar, no se detectaron asociaciones entre la probabilidad de parasitismo y las otras características de la

vegetación a nivel del árbol-nido (regresión logística; altura del nido, $\chi^2 = 1,24$, $df = 1$, $P = 0,26$; distancia entre el nido y el borde de la copa, $\chi^2 = 0,04$, $df = 1$, $P = 0,83$; y cobertura de la copa del árbol-nido, $\chi^2 = 0,86$, $df = 1$, $P = 0,35$; $n = 67$), o tampoco a nivel de las características del entorno cercano al nido ($\chi^2 = 2,67$, $df = 1$, $P = 0,1$, $n = 67$). Sin embargo, se encontró una asociación entre las características estructurales del bosque a escala de paisaje y la probabilidad de que un nido sea parasitado ya que los nidos localizados sobre los cordones de bosque paralelos al río tuvieron una frecuencia de parasitismo más alta que los nidos sobre los parches aislados separados del cordón boscoso (cordones de bosque: 32/46 nidos; parches aislados: 5/21 nidos; prueba de chi-cuadrado, $\chi^2 = 4$, $df = 1$, $P = 0,04$).

DISCUSIÓN

Los principales resultados de este capítulo muestran que la ocurrencia de parasitismo de *P. seguyi* se incrementó con el avance de la temporada reproductiva del cardenal, pero no fue significativamente diferente entre años. La prevalencia e intensidad de parasitismo tuvieron un efecto letal (menor supervivencia de pichones) y subletal (menor tasa de crecimiento de los pichones que sobreviven) sobre los pichones. La supervivencia de los pichones parasitados estuvo positivamente asociada con la edad de los pichones al momento de la infestación. Además, el parasitismo fue más frecuente en nidos ubicados sobre el cordón boscoso paralelo al río que sobre los parches aislados separados del cordón.

Aunque los cardenales comienzan a reproducirse en octubre, los primeros registros de parasitismo de *P. seguyi* ocurrieron tardíamente en diciembre y mayoritariamente en enero y febrero. De manera similar, Rabuffetti y Reboreda (2007) encontraron una baja frecuencia de infestación por larvas de *Philornis* en el inicio de la temporada reproductiva de la Calandria Común (octubre-noviembre) en un sitio ubicado a sólo 35 km al noroeste de este sitio de estudio, pero una alta frecuencia hacia el final de la temporada (diciembre-enero). Quiroga (2009) reportó nidos infestados a partir del mes de octubre y no encontró ninguna asociación entre la frecuencia de parasitismo y el momento de la temporada en un estudio sobre nidos de Ratona Común en la provincia de Santa Fe (localizado a 550 km al noroeste de este sitio de estudio). Al parecer, el sitio de estudio de esta Tesis se encuentra próximo al límite sur de distribución de esta especie parásita, ya que estudios en Ratona Común (un hospedador regular de *Philornis*,

Young 1993, Quiroga 2009) llevados a cabo a sólo 100 km al sur no detectaron parasitismo de *Philornis* (Llambías y Fernández 2009, P. Llambías com. pers.). Este retraso en el comienzo de la infestación cuando nos acercamos al sur de la distribución del parásito podría ser el resultado de las menores temperaturas ambientales que retrasarían el emergimiento de nuevos adultos en el inicio de la temporada. Sin embargo, una vez que comenzó la infestación, la prevalencia de nidos infestados se incrementa con la fecha de la temporada. En este contexto, Bennett y Withworth (1991a, b) indicaron que en las moscas del género *Protophormia* el tamaño poblacional se incrementa a lo largo de la temporada porque nuevas moscas emergen mientras las más viejas aún persisten. Entonces, mientras la temporada reproductiva avanza se incrementa el número de moscas adultas y esto explicaría el aumento en la prevalencia de parasitismo.

Varios estudios han encontrado que el parasitismo de *Philornis* tiene un efecto negativo en la supervivencia de los pichones (Arendt 1985b, Delannoy y Cruz 1991, Fessl y Tebbich 2002, Rabuffetti y Reboreda 2007, O'Connor y col. 2010b) o crecimiento de los pichones (Young 1993). Los resultados de este capítulo muestran que en una zona templada cercana al límite sur de distribución del parásito, el parasitismo de *P. seguyi* también disminuye el éxito reproductivo del hospedador. Aunque en muchos de los nidos todos los pichones sobrevivieron, se encontró un efecto letal (menor supervivencia de pichones) y subletal (menores tasas de crecimiento) sobre los pichones de este hospedador. Los resultados también indican que una baja intensidad de parasitismo (6-7 larvas por pichón) puede provocar efectos letales en el pichón. El parasitismo de *P. seguyi* disminuyó la supervivencia de pichones de cardenal de 0,86 a 0,6. Este efecto es menor al encontrado por Rabuffetti y Reboreda (2007) sobre nidos de Calandria Común, donde el parasitismo de *P. seguyi* disminuyó la supervivencia de los pichones de 0,78 a 0,3. Estas diferencias en el impacto sobre la supervivencia de los pichones entre los dos trabajos fue probablemente consecuencia de las diferencias en la intensidad de parasitismo, ya que en pichones de Calandria Común la intensidad fue tres veces mayor que en cardenales.

La latencia de parasitismo tuvo un remarcado efecto sobre la supervivencia de los pichones. Los resultados indicaron una asociación positiva entre la supervivencia y la edad de los pichones al momento de la infestación. Arendt (1985a, 2000) encontró que si la infestación de los pichones de *Margarops fuscatus* en Puerto Rico ocurría rápidamente luego de la eclosión, éstos finalmente morían. De forma similar, Rabuffetti

y Rebores (2007) encontraron que la mortalidad de los pichones de la Calandria Común estuvo negativamente asociada con la latencia de infestación. En el mismo sentido, se observó una asociación negativa entre latencia de infestación e intensidad de parasitismo. Esta asociación podría deberse a cambios en el tegumento de los pichones (como por ejemplo, la presencia de plumas a partir del día 5-6) que impedirían a las larvas penetrar en el tegumento. Por otro lado, no se encontró una asociación entre la supervivencia de los pichones y la intensidad de parasitismo, probablemente debido a los bajos valores de intensidad registrados en este estudio.

Los nidos encontrados sobre el cordón de bosque paralelos al río fueron más parasitados que los nidos encontrados en pequeños parches aislados, aún cuando la distancia que separa a los parches del cordón es de sólo unos cientos de metros (ver Área de estudio en Capítulo 2). En un estudio experimental con moscas adultas del género *Protophthora*, Bennett y Withworth (1991b) encontraron que las moscas adultas no recorrieron grandes distancias una vez que emergieron del pupario y que las nuevas infestaciones se produjeron en nidos dentro de un radio de 50 metros desde donde emergieron las moscas. Las áreas abiertas de pastizales que separan los parches aislados del cordón boscoso podrían representar una barrera en la dispersión de las moscas adultas. Alternativamente, estos parches aislados podrían tener ciertas condiciones microclimáticas (i.e., menor humedad y mayor temperatura) que limitarían la dispersión de las moscas. De manera similar, O'Connor y col. (2010a) encontraron que los bosques húmedos de altura tuvieron mayor prevalencia e intensidad de parasitismo que los bosques áridos más bajos de las Islas Galápagos.

Algunos autores han propuesto que las aves deberían evitar seleccionar sitios de nidificación en donde estén más expuestas a parásitos y que esta selección constituiría la primera barrera de defensa contra el parasitismo (Loye y Carroll 1991, 1998, O'Connor y col. 2010c). Sin embargo, no se observó que los cardenales incrementaran el uso de los parches aislados hacia el final de la temporada reproductiva para evitar las mayores frecuencias de parasitismo en los cordones de bosque paralelos al río. El uso de sitios de nidificación en donde la probabilidad de parasitismo es mayor podría deberse a la elevada densidad poblacional de cardenales en este sitio de estudio (L. Segura, datos no presentados). Kleindorfer y Dudaniec (2009) y Kleindorfer y col. (2009) encontraron que en sectores con alta densidad de nidos del hospedador la intensidad de parasitismo de *P. downsi* fue mayor en un estudio conducido en las Islas Galápagos. Poco se conoce sobre la influencia del parasitismo de *Philornis* en el comportamiento de selección de

sitios de nidificación por parte del hospedador y más estudios sobre estas interacciones deberían desarrollarse en el futuro.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Arendt, W. J. 1985a. *Philornis* ectoparasitism of Pearly-eyed Thrashers. I. Impact on growth and development of nestlings. *Auk* 102: 270–280.
- Arendt, W. J. 1985b. *Philornis* ectoparasitism of Pearly-eyed Thrashers. II. Effects on adults and reproduction. *Auk* 102: 281–292.
- Arendt, W. J. 2000. Impact of nest predators, competitors and ectoparasites on Pearly-eyed Thrashers, with comments on the potential implications for Puerto Rican parrot recovery. *Ornitología Neotropical* 11: 13–63.
- Bennett, G. F. y T. Whitworth. 1991a. Host, nest and ecological relationships of species of *Protocalliphora*. *Canadian Journal of Zoology* 70: 51–61.
- Bennett, G. F. y T. Whitworth. 1991b. Studies on the life history of some species of *Protocalliphora*. (Diptera: Calliphoridae). *Canadian Journal of Zoology* 69: 2048–2058.
- Couri, M. S. 1991. *Philornis carinatus* Dodge, 1968 (Diptera, Muscidae) data on morphology, biology and taxonomy. *Revista Brasileira de Entomologia* 35: 109–112.
- Couri, M. S. 1999. Myiasis caused by obligatory parasites. Ia. *Philornis* Meinert (Muscidae). En Guimarães, J. H. y N. Papavero (eds.). Myiasis in man and animals in the Neotropical Region. Bibliographic Database. Editora Plêiade/FAPESP, São Paulo, Brazil.
- Couri, M. S. y C. J. B. Carvalho. 2003. Systematic relations among *Philornis* Meinert, *Passeromyia* Rodhain and Villeneuve and allied genera (Diptera, Muscidae). *Brazilian Journal of Biology* 63: 223–232.
- Couri, M. S., F. L. Rabuffetti y J. C. Rebores. 2005. New data on *Philornis seguyi* García, 1952 (Diptera, Muscidae). *Brazilian Journal of Biology* 65: 29–41.
- Couri, M. S., L. R. Antoniazzi, P. Beldomenico y M. Quiroga. 2009. Argentine *Philornis* Meinert species (Diptera: Muscidae) with synonymic notes. *Zootaxa* 2261: 52–62.
- Delannoy, C. A. y A. Cruz. 1988. Breeding biology of the Puerto Rican Sharp-Shinned Hawk (*Accipiter striatus venator*). *Auk* 105: 649–662.

- Delannoy, C. A. y A. Cruz. 1991. *Philornis* parasitism and nestling survival of the Puerto Rican Sharp-shinned Hawk. En Loye, J. E. y M. Zuk (eds.). Bird–parasite interactions: ecology, evolution and behaviour. Oxford University Press, Oxford, Inglaterra.
- De la Peña, M. R., P. M. Beldomenico y L. R. Antoniazzi. 2003. Pichones de aves parasitados por larvas de *Philornis* sp. (Diptera: Muscidae) en un sector de la provincia biogeográfica del Espinal de Santa Fe, Argentina. Revista FAVE – Sección Veterinaria 2: 141–146.
- Dudaniec, R. y S. Kleindorfer. 2006. Effects of the parasitic flies of the genus *Philornis* (Diptera: Muscidae) on birds. Emu 106: 13–20.
- Dudaniec, R. Y., S. Kleindorfer y B. Fessl. 2006. Effects of the introduced ectoparasite *Philornis downsi* on haemoglobin level and nestling survival in Darwin's Small Ground Finch (*Geospiza fuliginosa*). Austral Ecology 31: 88–94.
- Dudaniec, R. Y., S. Kleindorfer y B. Fessl. 2007. Interannual and interspecific variation in intensity of the parasitic fly, *Philornis downsi*, in Darwin's finches. Biological Conservation 139: 325–332.
- Ferrar, P. 1987. A guide to the breeding habits and immature stages of Diptera Cyclorrhapha. Scandinavian Science Press Ltd., Copenhagen, Dinamarca.
- Fessl, B. y S. Tebbich. 2002. *Philornis downsi*. A recently discovered parasite on the Galápagos archipelago. A threat for Darwin's finches? Ibis 144: 445–451.
- Fessl, B., M. S. Couri y S. Tebbich. 2001. *Philornis downsi* Dodge and Aitken, new to the Galapagos Islands (Diptera, Muscidae). Studia Dipterologica 8: 317–322.
- Fessl, B., S. Kleindorfer y S. Tebbich. 2006a. An experimental study of the fitness costs of *Philornis downsi* in Darwin's Ground Finches. Biological Conservation 127: 55–61.
- Fessl, B., B. J. Sinclair y S. Kleindorfer. 2006b. The life cycle of *Philornis downsi* (Diptera: Muscidae) parasitizing Darwin's finches and its impacts on nestling survival. Parasitology 133: 739–747.
- García, P. C. 1952. Las especies argentinas de género *Philornis* Meinert, con descripción de especies nuevas (Diptera, Anthomyiidae). Revista de la Sociedad Entomológica Argentina 15: 277–293.
- Huber, K. S. 2008. Effects of the introduced parasite *Philornis downsi* on nestling growth and mortality in the Medium Ground-Finch (*Geospiza fortis*). Biological Conservation 141: 601–609.

- Kleindorfer, S. y R. Y. Dudaniec. 2009. Love thy neighbour? Social nesting pattern, host mass and nest size affect ectoparasite intensity in Darwin's Tree Finches. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63: 731–739.
- Kleindorfer, S., F. J. Sulloway y J. A. O'Connor. 2009. Mixed species nesting associations in Darwin's Tree Finches: nesting pattern predicts predation outcome. *Biological Journal of the Linnean Society* 98: 313–324.
- Llambías, P. E. y G. J. Fernández. 2009. Effects of nestboxes on the breeding biology of Southern House Wrens *Troglodytes aedon bonariae* in the Southern Temperate Zone. *Ibis* 151: 113–121.
- Loye, J. E. y S. P. Carroll. 1991. The effect of nest ectoparasite abundance on Cliff Swallow colony site selection, nestling development, and departure time. En Loye, J. E. y M. Zuk (eds.). *Bird-parasite interactions: ecology, evolution and behaviour*. Oxford University Press, Oxford, Inglaterra.
- Loye, J. y S. Carroll. 1995. Birds, bugs and blood: Avian parasitism and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 232–235.
- Loye, J. E. y S. P. Carroll. 1998. Ectoparasite behavior and its effects on avian nest site selection. *Annals of the Entomological Society of America* 91: 159–183.
- Nores, A. I. 1995. Botfly ectoparasitism of the Brown Cacholote and the Firewood-gatherer. *Wilson Bulletin* 107: 734–738.
- O'Connor, J. A., R. Y. Dudaniec y S. Kleindorfer. 2010a. Parasite infestation and predation in Darwin's Small Ground Finch: contrasting two elevational habitats between islands. *Journal of Tropical Ecology* 26: 285–292.
- O'Connor, J. A., F. J. Sulloway, J. Robertson y S. Kleindorfer. 2010b. *Philornis downsi* parasitism is the primary cause of nestling mortality in the critically endangered Darwin's Medium Tree Finch (*Camarhynchus pauper*). *Biodiversity and Conservation* 19: 853–866.
- O'Connor, J. A., F. J. Sulloway y S. Kleindorfer. 2010c. Avian population survey in the Floreana highlands: is Darwin's Medium Tree Finch declining in remnant patches of Scalesia forest? *Bird Conservation International* 20 (en prensa).
- Oniki, Y. 1983. Notes on fly (Muscidae) parasitism of nestlings of South American birds. *Gerfaut* 73: 281–286.
- Quiroga, M. A. 2009. Interacciones entre moscas parásitas del género *Philornis* (Diptera: Muscidae) y su hospedador *Troglodytes aedon* (Aves: Trogloditidae): ciclo de vida del parásito e impacto sobre el éxito

- reproductivo del hospedador. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Argentina.
- Rabufetti, F. L. y J. C. Rebores. 2007. Early infestations by botflies (*Philornis seguyi*) decreases chick survival and nesting success in Chalk-Browed Mockingbirds (*Mimus saturninus*). Auk 124: 898–906.
- Spalding, M. G., J. W. Mertins, P. B. Walsh y K. C. Morin. 2002. Burrowing fly larvae (*Philornis porteri*) associated with mortality of Eastern Bluebirds in Florida. Journal of Wildlife Diseases 38: 776–783.
- Texeira, D. M. 1999. Myiasis caused by obligatory parasites, Ib. General observations on the biology of species of genus *Philornis* Meinert. En Guimarães, J. H. y N. Papavero (eds.). Myiasis in man and animals in the Neotropical Region. Bibliographic Database. Editora Plêiade/FAPESP, São Paulo, Brazil.
- Uhazy, L. S. y W. J. Arendt. 1986. Pathogenesis associated with *Philornis* myiasis (Diptera: Muscidae) on nestling Pearly-eyed Thrashers (Aves: Mimidae) in the Luquillo rain forest, Puerto Rico. Journal of Wildlife Diseases 22: 224–237.
- Young, B. E. 1993. Effects of the parasitic botfly *Philornis carinatus* on nestling House Wrens, *Troglodytes aedon*, in Costa Rica. Oecologia 93: 256–262.
- Zar, J. H. 1999. Biostatistical analysis. Prentice Hall. Inglewood Cliffs. New Jersey, Estados Unidos de América.

CAPÍTULO 6

PARASITISMO DE CRÍA Y DEFENSAS ANTIPARASITARIAS

RESUMEN

El parasitismo de cría es una forma de biología reproductiva en la que algunos individuos llamados parásitos reciben cuidado parental de individuos no emparentados, los hospedadores. Los parásitos de cría reducen significativamente el éxito reproductivo de sus hospedadores y éstos evolucionan defensas para reducir el impacto del parasitismo. La elección de un sitio de nidificación puede influir en la probabilidad de parasitismo, constituyendo una primera línea de defensa. Una segunda línea de defensa es evitar que el parásito acceda al nido, respondiendo agresivamente cuando el parásito se encuentra cerca del nido. La tercera línea de defensa es el reconocimiento y rechazo de los huevos parásitos una vez que éstos han sido puestos en el nido. El Cardenal Común es un hospedador poco frecuente del Tordo Renegrado (*Molothrus bonariensis*) a pesar de que por tamaño y dieta sería un hospedador apropiado. El objetivo general de este capítulo es analizar la relación entre las características del sitio de nidificación y la probabilidad de parasitismo e investigar si la baja frecuencia de parasitismo es el resultado de buenas defensas antiparasitarias. La frecuencia de parasitismo en este estudio fue de 6,9% y el parasitismo sólo estuvo presente en los meses de octubre-diciembre. Los nidos más alejados del borde en la copa del árbol fueron más parasitados que los más periféricos. Las respuestas agonistas del cardenal fueron similares frente al modelo parásito y el control pero fueron mayores ante un modelo de depredador. Los cardenales rechazaron de manera muy efectiva los huevos parásitos. Las frecuencias de rechazo fueron similares para huevos parásitos de los distintos morfos (blancos inmaculados y manchados). No se encontraron costos (daños en sus propios huevos) asociados al rechazo. Tampoco se encontraron diferencias en las respuestas antiparasitarias en distintos momentos del ciclo reproductivo. La mayor frecuencia de

parasitismo en los nidos más ocultos podría deberse a que las hembras parásitas no serían detectadas por el hospedador cuando acceden al nido. El mantenimiento de altas tasas de rechazo en una especie hospedadora poco parasitada podría explicarse por el bajo costo de rechazo y los eventuales altos costos del parasitismo. El parasitismo del Tordo Renegrado en una especie que rechaza efectivamente los huevos parásitos podría explicarse por una baja disponibilidad temporal de hospedadores apropiados o errores en el reconocimiento de los hospedadores.

INTRODUCCIÓN

El parasitismo interespecífico de cría es una forma de biología reproductiva en la que algunos individuos (parásitos) reciben cuidado parental de otros individuos no emparentados (hospedadores). Los parásitos de cría reducen significativamente el éxito reproductivo de sus hospedadores (ver Rothstein y Robinson 1998). El parasitismo de cría puede reducir el éxito reproductivo de varias maneras: 1) los parásitos pueden remover (Sealy 1992, Payne y Payne 1998, Clotfelter y Yasukawa 1999) o picar y perforar (Hoy y Ottow 1964, Post y Wiley 1977, Astié y Reboreda 2006, Peer 2006) los huevos del hospedador cuando visitan el nido, 2) los huevos o pichones parásitos pueden reducir el éxito de eclosión de los huevos del hospedador (Carter 1986, Petit 1991, Tuero y col. 2007) y 3) los pichones parásitos pueden reducir las tasas de crecimiento y supervivencia de los pichones del hospedador (King 1973, Marvil y Cruz 1989, Reboreda y col. 2003, Tuero y col. 2007). Esta reducción en el éxito reproductivo del hospedador genera una presión de selección que favorece la evolución de defensas antiparasitarias (comportamientos que reducen la incidencia y/o impacto del parasitismo) (Dawkins y Krebs 1979, Davies y Brooke 1989a, b, Rothstein 1990, Hochberg 1997, Davies 2000, Langmore y col. 2003, Krüger 2007).

Algunos autores han propuesto que la visibilidad del nido podría ser utilizada como clave por los parásitos de cría para encontrar el nido (Hahn y Hatfield 1995, Larison y col. 1998), por lo que la selección de un sitio de nidificación apropiado se convertiría en una primera línea de defensa frente al parasitismo de cría. De acuerdo a esta hipótesis, los nidos construidos en sitios más resguardados (árboles frondosos, de gran tamaño o con abundante cobertura en el entorno) tendrían menor probabilidad de ser parasitados. A modo de ejemplo, los nidos de *Acrocephalus arundinaceus* menos visibles fueron los menos parasitados por el Cucullo Común (*Cuculus canorus*) en un estudio realizado en Hungría (Moskát y Honza 2002). En los tordos americanos del

género *Molothrus*, los nidos más parasitados por el Tordo Cabeza Marrón (*Molothrus ater*) estuvieron ubicados en los sitios menos ocultos (menor cobertura de vegetación) en relación a los nidos no parasitados (Wolf 1987, Brittingham y Temple 1996, Saunders y col. 2003). Sin embargo, en regiones templadas del hemisferio sur Fiorini y col. (2009a) no encontraron este patrón en el Tordo Renegrido. Para estos autores, los nidos menos visibles ocultarían los movimientos de los hospedadores cerca del nido y reducirían las posibilidades de detección por parte de los parásitos. Por otro lado, Briskie y col. (1990) y Martin (1993) reportaron que la probabilidad de parasitismo del Tordo de Cabeza Marrón estuvo relacionada a la altura a la que se encontraba el nido.

Una segunda línea de defensa contra el parasitismo de cría es evitar que el parásito se acerque al nido defendiéndolo con comportamientos agresivos (Davies y Brooke 1988, Briskie y col. 1992, Gill y col. 1997). Algunos autores encontraron que la presencia de parásitos cerca del nido de un potencial hospedador provoca llamadas de alerta y ataques por parte del hospedador (Payne y col. 1985; Moksnes y col. 1990, 1993; MacLean y Rhodes 1991; Briskie y col. 1992; Gill y col. 1997; Davies y Brooke 1998). En el mismo sentido, Fiorini y col. (2009a) encontraron que los nidos de Calandria Común (*Mimus saturdinus*) en Talaes de la provincia de Buenos Aires más defendidos por la pareja reproductora fueron los menos parasitados por el Tordo Renegrido (*Molothrus bonariensis*).

Una tercera línea de defensa es el reconocimiento y rechazo de los huevos parásitos una vez que estos han sido depositados en el nido (Davies y Brooke 1989a, Ortega 1998, Rothstein y Robinson 1998, Davies 2000, Martin-Vivaldi y col. 2002; Peer y col. 2005). La clave más utilizada por los hospedadores para rechazar los huevos parásitos es la diferencia en el patrón de coloración entre los huevos parásitos y los propios (Davies y Brooke 1988, Rothstein 1990, Krüger 2007). También se han reportado casos en los que los hospedadores pueden mejorar la capacidad de discriminar entre sus huevos y los huevos parásitos si además de diferencias en el patrón de coloración existen diferencias en el tamaño (Rothstein 1982).

Muchos autores sostienen que el sistema de reconocimiento-rechazo de huevos parásitos es costoso para el hospedador, ya que pueden remover sus propios huevos por errores en el reconocimiento o dañarlos en el proceso de remoción (Rothstein 1982, Davies y Brooke 1988, Davies y Brooke 1989a, Davies y col. 1996). Por otro lado, la defensa activa del nido no tendría costos detectables (probablemente cierto para muchos hospedadores, especialmente los de gran tamaño), ya que si evitan que la hembra

parásita acceda al nido no perderían huevos propios por picaduras. Para otros autores, sin embargo, existirían algunos costos asociados a la defensa activa del nido, por ejemplo mostrar la ubicación del nido a potenciales depredadores (Tewksbury y col. 2002, Peer 2006) o alertar a los mismos parásitos sobre la presencia del nido (Smith y col. 1984, Carter 1986, Uyehara y Narins 1995), aunque Gill y col. (1997) y Clotfelter (1998) no encontraron soporte experimental para esta hipótesis. En este tipo de interacciones, los hospedadores deben encontrar la forma de evadir el parasitismo y los parásitos deben lograr vencer las defensas del hospedador. La evolución recíproca de estas adaptaciones y contra-adaptaciones se conoce como “carrera de armamentos coevolutiva” (o “coevolutionary arms race”, Dawkins y Krebs 1979; Davies y Brooke 1989a, b).

Se han encontrado algunas evidencias de que el reconocimiento de las aves parásitas y de sus huevos evolucionaron como adaptaciones para contrarrestar el parasitismo de cría y no por otras fuerzas de selección (Briskie y col. 1992). Algunas especies hospedadoras del Cuclillo Común además de rechazar los huevos parásitos también son capaces de reconocer a los parásitos de cría como enemigos (Moksnes y col. 1990). Esto significa que la presencia de ambas defensas antiparasitarias podría haber evolucionado como una ventaja adaptativa para el hospedador. Sin embargo, Soler y col. (1999a) encontraron que en hospedadores que reconocen y rechazan a los huevos parásitos de cuclillos europeos, la defensa del nido no se ha desarrollado, mientras que en otras especies hospedadoras que defienden activamente el nido, el sistema de reconocimiento y rechazo es el que no se ha desarrollado, proponiendo la hipótesis de que ambos tipos de defensa se expresarían antagónicamente. Comportamientos similares también fueron encontrados por Neudorf y Sealy (1992) para tordos americanos. Según estos autores, debido a los costos asociados a cada defensa cuando un hospedador es suficientemente efectivo utilizando una de estas tácticas, la otra no se desarrolla.

Due to costs of both kinds of defenses, when an individual host is sufficiently efficient using one defense tactic against parasitism (in our study the egg recognition and rejection behavior), other tactic (nest defense) may be less efficient due to their associated cost: attracting potential predators or warning the brood parasite about the presence of the nest (see above)

En general, la intensidad en la frecuencia de parasitismo ha sido relacionada al momento del ciclo reproductivo, siendo más intensa en la etapa de puesta que durante la

incubación (Hobson y Sealy 1989, Scott 1991, Neudorf y Sealy 1992, Gill y Sealy 1996). En el mismo sentido, la intensidad de la respuesta del hospedador también podría estar asociada al momento del ciclo reproductivo. A modo de ejemplo, *Dendroica petechia* y *Agelaius phoeniceus* respondieron a modelos taxidermizados de hembras de Tordo Cabeza Marrón más intensamente durante el estadio de puesta que durante la incubación (Neudorf y Sealy 1992, Gill y Sealy 1996). De manera similar, la intensidad en el rechazo de huevos parásitos también ha sido asociada al momento del ciclo reproductivo (Moskát 2005).

El Cardenal Común ha sido mencionado como hospedador del Tordo Renegrado (Friedmann 1929, Friedmann y Kiff 1985, Lowther 2009), un parásito de cría extremadamente generalista en el uso de hospedadores (Friedmann y Kiff 1985, Lowther y Post 1999, Fraga 2002). Muchas características pondrían a los cardenales como potenciales hospedadores del Tordo Renegrado: son simpátricos en su distribución, hay sincronía en sus temporadas reproductivas, tienen similar tamaño corporal, alimentan a sus pichones con invertebrados y construyen nidos accesibles para un parásito de cría. Sin embargo, los cardenales son raramente parasitados por el Tordo Renegrado y hasta el momento no se han observado pichones parásitos creciendo en sus nidos (Friedmann y Kiff 1985, Lowther 2009). Algunos estudios han tratado de explicar las causas de la ausencia o baja frecuencia de parasitismo presente en potenciales hospedadores, atribuyendo las bajas frecuencias principalmente a buenas defensas antiparasitarias (Rothstein 1977, Scott 1977, Sealy y Neudorf 1995, Davis y col. 2002).

El objetivo general de este capítulo es analizar la relación entre las características del sitio de nidificación y la probabilidad de parasitismo de cría del Tordo Renegrado en nidos de Cardenal Común e investigar las defensas antiparasitarias de los cardenales analizando las posibles causas que evitan que el parásito tenga éxito en sus nidos. En este contexto se trabajará sobre cuatro hipótesis: 1) los nidos más ocultos (con mayor cobertura de vegetación alrededor del nido) tienen menor frecuencia de parasitismo debido a que los parásitos utilizan como clave para encontrar los nidos su visibilidad, 2) la defensa activa del nido es la estrategia antiparasitaria más utilizada por este hospedador debido elimina la mayoría de los costos asociados al parasitismo de cría, 3) sólo una de las defensas antiparasitarias se encuentra desarrollada en este hospedador (comportamiento antagónico en la respuesta antiparasitaria), ya que si una de las defensas es suficientemente efectiva, los costos de la otra hacen que no se desarrolle, y 4) la defensa activa del nido y/o el comportamiento de rechazo de huevos

son más intensos durante la puesta que en la incubación debido a que en el periodo de puesta existe mayor riesgo de parasitismo.

MÉTODOS

El Tordo Renegrado

El Tordo Renegrado es uno de los parásitos de cría con mayor grado de generalismo en el uso de hospedadores (Friedmann y Kiff 1985, Ortega 1998, Lowther 2009). Hasta el momento, se han registrado huevos de Tordo Renegrado en nidos de casi 250 especies de passeriformes, aunque sólo para unas 90 existen evidencias de que son hospedadores efectivos; i.e., capaces de criar exitosamente a los pichones parásitos (Friedmann y Kiff 1985, Ortega 1998, Lowther y Post 1999, Fraga 2002, Lowther 2009).



Figura 6.1. Imágenes de una hembra (izquierda) y macho (derecha) de Tordo Renegrado [Fotos: A. Earnshaw, Reserva Ecológica Costanera Sur].

Esta especie presenta dimorfismo sexual tanto en el tamaño corporal como en la coloración (machos: ~55,5 g, hembras: ~44,9 g; Wiley 1986, Mason 1987, Mermoz y Reboreda 2003; Fig. 6.1). Los machos tienen plumaje negro iridiscente mientras que las hembras son de color pardo-grisáceo, aunque en ciertas áreas de la distribución (por ej., en el noreste argentino) se pueden encontrar hembras de color negro (Mahler y col. 2010).

Es la especie de tordo americano más ampliamente distribuida. A partir de su distribución original en Sudamérica (Fig. 6.2), en los últimos 100 años se ha expandido

tanto hacia el sur del río Colorado en Patagonia, como hacia el norte a través de las Antillas y Méjico (Cruz y col. 1985, Post y col. 1993, Cruz y col. 1998, Ortega 1998). Ocupan áreas abiertas de bosques naturales y pueden encontrarse en los mismos hábitats que los cardenales, pero también están presentes en ambientes totalmente disturbados como zonas urbanas. Se alimentan de insectos y semillas que obtienen forrajeando en el suelo (muchas veces en bandadas mixtas con otros ictéridos) o picoteando en el lomo del ganado.



Figura 6.2. Distribución geográfica estimada del Tordo Renegrado en América del Sur. [Imagen tomada de Ortega (1998)].

De forma similar a los cardenales, la temporada reproductiva del Tordo Renegrado se extiende desde fines de septiembre hasta principios de febrero (Ortega 1998). Las hembras monitorean la actividad de sus hospedadores y el progreso de los nidos y aparentemente usan esta información para sincronizar su puesta con la del hospedador (Wiley 1988, Fiorini y Reboresda 2006). No hay datos precisos acerca de la tasa de fecundidad de las hembras de Tordo Renegrado ni del patrón espacial y temporal de puesta a nivel individual (pero ver Kattan 1993). Sin embargo, estudios recientes muestran cierto grado de diferenciación genética entre hembras que parasitan especies con nidos abiertos y cerrados, apoyando la idea de que las hembras no serían generalistas a nivel individual (Mahler y col. 2007, ver también López Ortiz y col. 2006).

para evidencias indirectas de especialización a nivel individual). No parece probable que las parejas o las hembras defiendan territorios dada la frecuente ocurrencia de parasitismo múltiple en los nidos de hospedadores primarios de la especie (Fraga 1985, Kattan 1997, Reboreda y col. 2003).

Una característica del Tordo Renegrado que lo destaca entre los otros tordos es el alto grado de polimorfismo que presentan sus huevos en el color de fondo y patrón de manchas. Los huevos varían desde el blanco inmaculado hasta muy pigmentados, pasando por morfos intermedios con muy baja densidad de manchas (Hudson 1874, Friedmann 1929; Fig 6.3). Los huevos blancos inmaculados sólo son comunes en las regiones pampeanas de Argentina y Uruguay (Mason 1986a, Mahler y col. 2008). Algunos hospedadores aceptan los huevos manchados y blancos, mientras que otros aceptan sólo los manchados (Mason 1986a, b). Otro rasgo que prevalece más en esta especie de tordo que en las otras es el comportamiento de picar y perforar huevos durante las visitas a los nidos (Hudson 1874, Friedmann 1929, Post y Wiley 1977, Llambías y col. 2006). Este comportamiento implica un costo en el éxito reproductivo de los hospedadores tanto en nidos parasitados como no parasitados (Reboreda y col. 2003, Astié y Reboreda 2006, Fernández y Duré-Ruiz 2007) y puede servirle al parásito para evaluar el grado de incubación de los huevos previo a parasitar los nidos (Massoni y Reboreda 1999). Además, también puede reducir la competencia para sus pichones (Astié y Reboreda 2009, Fiorini y col. 2009b).

Los pichones de Tordo Renegrado nacen luego de un periodo de incubación de aproximadamente 12 días y permanecen en el nido hasta los 12-14 días de edad (Fraga 1985, Briskie y Sealy 1990, Mermoz y Reboreda 2003, Fiorini y Reboreda 2009b). Luego de dejar el nido, los volantones generalmente se quedan en el territorio natal y continúan solicitando alimento a sus padres adoptivos durante dos semanas o más (Friedmann 1929).

Obtención de datos

Para este análisis se utilizaron nidos de cinco temporadas reproductivas (2005-2006, 2006-2007, 2007-2008, 2008-2009 y 2009-2010, ver Búsqueda y monitoreo de nidos en Capítulo 2). El monitoreo de los nidos para calcular la frecuencia de parasitismo y los experimentos realizados para evaluar las defensas antiparasitarias (defensa activa del nido y reconocimiento-rechazo de huevos parásitos) se llevaron a cabo siempre durante la mañana (7:00-10:00 hs), momento en el que las especies

parásitas de cría parasitan a sus hospedadores (Hoy y Ottow 1964, Scott 1991, Peer y Sealy 1999).

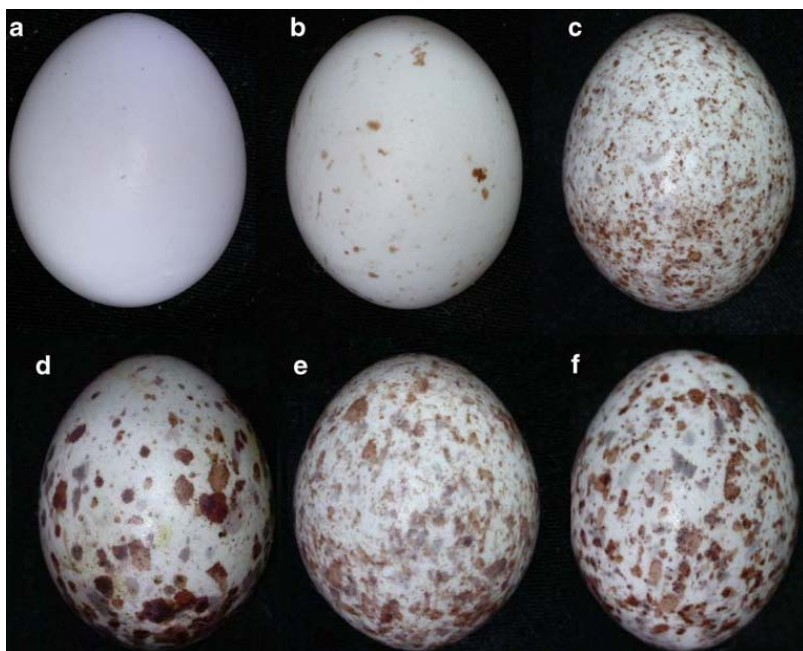


Figura 6.3. Imagen que ilustra la variación en la coloración de los huevos del Tordo Renegrado, desde blancos immaculados (a) escasamente manchados (b) hasta distintos patrones de manchas (c-f). [Imagen tomada de Mahler y col. (2008)].

Frecuencia de parasitismo y relación con el sitio de nidificación

La frecuencia de parasitismo se calculó como el número de nidos parasitados sobre el número total de nidos. Para este análisis sólo se consideraron las primeras tres temporadas reproductivas y aquellos nidos encontrados durante la construcción, puesta o incubación temprana ($n = 150$ nidos), ya que los parásitos de cría depositan sus huevos casi exclusivamente en estas etapas dentro del ciclo reproductivo (Scott 1991). Un nido fue considerado parasitado si recibió al menos un huevo parásito durante la pre-puesta, puesta o incubación, o si hubo evidencias de la visita al nido del parásito (picaduras en los huevos o cáscaras de huevos parásitos en el nido).

En relación a las características del bosque, éstas se registraron a tres escalas de análisis diferentes: 1) árbol-nido, 2) entorno cercano y 3) paisaje. A escala del árbol-nido se registró la especie arbórea, altura del árbol, cobertura de copa, distancia del nido al borde de la copa y altura del nido. A escala del entorno cercano se registró la cobertura de vegetación arbórea en un área de 15 m de radio alrededor del nido.

Finalmente, a escala de paisaje se determinó si el nido se encontraba en el interior del cordón, en el borde o en los parches aislados (ver Área de estudio en Capítulo 2). La relación entre la ocurrencia de parasitismo y la especie arbórea y el sitio utilizado para nidificar se analizó con pruebas de chi-cuadrado, mientras que la relación con la altura del árbol, cobertura de la copa, distancia al borde de la copa, altura del nido y cobertura arbórea en los alrededores del nido se analizaron con una regresión logística, tomando como variable binaria dependiente si el nido había sido parasitado (1) o no (0).

Experimento 1: Defensa del nido

En la temporada reproductiva 2007-2008 se llevaron a cabo experimentos para analizar el comportamiento de defensa del nido de los cardenales frente a hembras parásitas de Tordo Renegrado. Se presentaron modelos taxidermizados sobre un total de 22 nidos activos en etapa de huevos (puesta o incubación). Los modelos presentados fueron: 1) hembra adulta de Tordo Renegrado (como especie parásita), 2) hembra adulta de Tordo Músico (*Agelaioides badius*, como especie control no-parásita) y 3) macho adulto de Pirincho (*Guira guira*, como especie control depredadora). El segundo y tercer modelo fueron utilizados como controles porque en este sitio de estudio son simpátricos con el hospedador. El Tordo Músico es similar en tamaño y aspecto pero diferente en coloración de las hembras de Tordo Renegrado, mientras que el Pirincho es de mayor tamaño y distinta morfología. Los modelos utilizados fueron especímenes taxidermizados que se colocaron cerca del nido en una posición natural.

En cada nido experimental se presentaron los tres modelos secuencialmente durante el estadio de puesta de huevos (mayor riesgo de parasitismo de cría, $n = 11$ nidos) e incubación (menor riesgo de parasitismo de cría, $n = 11$ nidos). La presentación de modelos se considera comúnmente como un método adecuado para medir la agresión del hospedador hacia la especie parásita de cría (Sealy y col. 1998, Røskft y col. 2002, Grim 2005). Un nido fue considerado en estadio de puesta cuando se encontraba entre la puesta del primer y último huevo, y en estadio de incubación cuando se encontraba entre los 4-9 días posteriores a la puesta del último huevo (periodo de incubación completo para el hospedador: 12 días). El orden de presentación de los modelos fue contrabalanceado entre nidos, eliminando así la posibilidad de que los resultados reflejen que el hospedador arrastra un determinado comportamiento debido a la presentación del modelo anterior. Se colocó el modelo sobre una rama a aproximadamente 80 cm del nido, a la misma altura y de cara al nido. La cámara

filmadora (Canon Power Shot S1 IS) fue ubicada a 10-15 m del nido, distancia suficiente para no interferir en la respuesta del hospedador frente al modelo. El registro de los datos comenzó cuando al menos uno de los adultos detectaba el modelo y finalizó luego de 5 minutos. Para evitar que se habitúen o arrastren un determinado comportamiento del modelo anterior, se separó cada presentación con un intervalo de 20 minutos (ver Sealy y col. 1998). Las filmaciones fueron desgrabadas en laboratorio utilizando el programa EthoLog (Ottoni 2000), obteniendo la frecuencia y duración de cada respuesta.

Se evaluaron las defensas del hospedador (de forma combinada para ambos progenitores) a través de los siguientes comportamientos: 1) agresión (frecuencia de ataques y vuelos rasantes sobre el modelo), 2) disturbio (frecuencia de un canto típicamente agresivo hacia el modelo), 3) acercamiento (proporción de tiempo que al menos uno de los adultos permaneció a menos de 2 m del modelo) y 4) nido (proporción de tiempo que alguno de los adultos permaneció dentro del nido). Se seleccionaron estas variables para caracterizar la respuesta del hospedador de acuerdo al nivel de agresividad o grado de riesgo (agresión>disturbio>acercamiento>nido), en lugar de otro tipo ordenamiento arbitrario o una clasificación más subjetiva (ver Sealy y col. 1998). Se excluyeron del análisis aquellos nidos en los que ninguno de los miembros de la pareja respondió a los modelos presentados ($n = 1$ nido en incubación).

Considerando que una hembra parásita no representaría una amenaza para un nido en estadio de pichones, sólo con fines descriptivos se analizaron las respuestas de defensa hacia los modelos sobre otros nueve nidos en estadio de pichones. Los nidos seleccionados para este análisis tuvieron pichones de entre 1 y 6 días de edad.

Experimento 2: Reconocimiento y rechazo de huevos parásitos

Aunque se considera que los hospedadores típicamente responden de la misma manera frente a los experimentos con huevos naturales o artificiales (Rothstein 1975), algunos autores sugieren que es conveniente utilizar huevos naturales en lugar de artificiales (Prather y col. 2007). Considerando esta sugerencia, se parasitaron experimentalmente 68 nidos de cardenal con huevos naturales de Tordo Renegrado (Fig. 6.4) y otros 16 nidos con huevos naturales de cardenal (control de parasitismo de cría intraespecífico, Fig. 6.5). Un nido se consideró artificialmente parasitado cuando se adicionó un huevo a la nidada de manera experimental. Los huevos parásitos fueron obtenidos de nidos de Calandria Común en el mismo sitio de estudio. Los experimentos

se realizaron en estadio de puesta ($n = 35$ nidos), incubación temprana ($n = 21$ nidos) e incubación tardía ($n = 12$ nidos). Se definió estadio de puesta de la misma manera que en el experimento 1 (ver arriba), incubación temprana como los primeros cuatro días posteriores a la puesta del último huevo e incubación tardía los cinco días previos a la eclosión del primer pichón.



Figura 6.4. Nidos de Cardenal Común parasitados experimentalmente con huevos naturales de Tordo Renegrido de morfo manchado (izquierda) y blanco inmaculado (derecha).



Figura 6.5. Huevos de Cardenal Común pertenecientes a un nido en estadio de puesta (izquierda y centro) y huevo conespecífico adicionado experimentalmente (derecha).

Para evaluar la asociación entre la coloración del huevo parásito y el comportamiento de reconocimiento y rechazo, se utilizaron tres morfos de huevos parásitos: blanco inmaculado ($n = 18$ huevos), poco manchado ($n = 30$ huevos) y muy manchado ($n = 20$ huevos; Fig. 6.6 A-C). Los huevos parásitos naturales tuvieron en promedio una masa de 4.4 ± 0.09 gr, un largo de 24 ± 0.16 cm y un ancho de 19.2 ± 0.13 cm, mientras que los huevos de cardenal en los nidos experimentales tuvieron en promedio una masa de 3.8 ± 0.02 gr, un largo de 25.5 ± 0.1 cm y un ancho de 17.2 ± 0.08 cm (prueba de Mann-Whitney para evaluar diferencias entre huevos parásitos y del

hospedador; masa, $U = 323$, $P < 0.001$; largo, $U = 446$, $P < 0.001$; ancho, $U = 128$, $P < 0.001$; $n = 68$ nidos). No hubo diferencias significativas en la masa, largo y ancho entre los tres tipos de morfos de huevos parásitos (prueba de Kruskal-Wallis; masa, $H_2 = 0.77$, $P = 0.68$; largo, $H_2 = 2.5$, $P = 0.3$; ancho, $H_2 = 3.7$, $P = 0.15$).

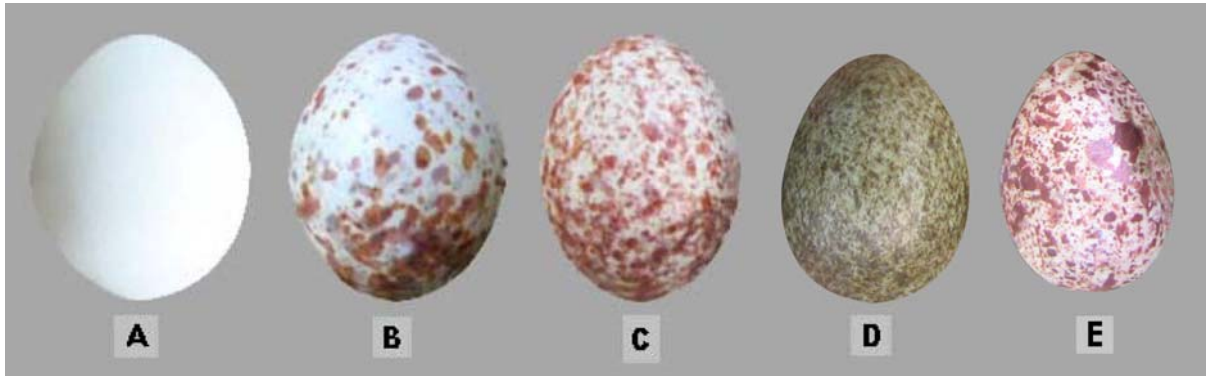


Figura 6.6. Huevos naturales de Tordo Renegrido (A-C), huevo de Cardenal Común (D) y huevo artificial de yeso (E). Los morfos de huevos parásitos naturales utilizados en los experimentos fueron blanco inmaculado (A), poco manchado (B) y muy manchado (C).

Resultados preliminares indicaban que en los cardenales la forma de remoción de los huevos parásitos es picándolos y perforándolos dentro del nido y luego removiéndolos del mismo. Con el fin de evaluar posibles costos adicionales (o diferentes tasas de abandono de nidos, ver Rothstein 1990) asociados al intento de remoción de huevos parásitos por picaduras, se parasitaron otros 15 nidos con huevos de yeso preparados en el laboratorio que imitaron en apariencia un huevo parásito con muchas manchas (Fig. 6.6 E). Estos experimentos fueron realizados en estadios de puesta ($n = 9$ nidos) e incubación ($n = 6$ nidos). Las medidas promedio del largo y ancho de estos huevos fueron 24.4 ± 0.14 y 17.4 ± 0.12 cm, respectivamente; mientras que las medidas de los huevos de cardenales en estos nidos fueron 25.1 ± 0.11 y 17.4 ± 0.08 cm para largo y ancho, respectivamente (prueba de Mann-Whitney; largo, $U = 85$, $P = 0.25$; ancho, $U = 99$, $P = 0.59$; $n = 15$).

Los experimentos con huevos parásitos (tanto naturales como artificiales) fueron realizados una sola vez en cada nido. Transcurridas 24 horas luego de realizado el experimento se registró: 1) si el huevo parásito había sido removido y los cardenales continuaban con la puesta o incubación, 2) si el huevo parásito había sido removido y

los cardenales habían abandonado el nido, 3) si se había abandonado el nido sin remover el huevo parásito y 4) si habían aceptado el huevo parásito. En los casos donde no se produjo la remoción del huevo dentro de las 24 horas, se monitoreó el nido cuatro días más. No se removieron huevos del hospedador cuando se adicionaron huevos parásitos. En los casos en que los cardenales removieron el huevo parásito, se inspeccionó el área en un radio de 5 metros con el objetivo de encontrar el huevo rechazado y el tipo de daño causado por la remoción. Se consideró a un huevo experimental como rechazado si desapareció del nido entre dos visitas consecutivas, si se observaron daños en la superficie del huevo o si el nido fue abandonado luego del parasitismo experimental, mientras que se consideró aceptado cuando permaneció al menos cinco días en el nido. Se utilizó el lapso de cinco días porque la mayoría de las aves rechazan dentro de las 24 horas y casi todas dentro de los primeros cinco días (Rothstein 1975, Sealy 1996). Dado que pocos nidos fueron parasitados naturalmente, no se realizaron observaciones del comportamiento de castigo (o ‘venganza’) hacia el nido por parte de los parásitos luego de realizada la remoción de los huevos parásitos (ver Zahavi 1979, Soler y col. 1995a, Hoover y Robinson 2007).

Paralelamente, también se realizó un experimento para evaluar si los cardenales son capaces de reconocer y rechazar huevos conespecíficos adicionados al nido (Petrie y Moller 1991). Se adicionó un único huevo a 16 nidos activos en el estadio de puesta ($n = 9$ nidos) e incubación ($n = 7$ nidos). En cada experimento se registró la misma información que en los experimentos de parasitismo interespecífico. Los huevos conespecíficos utilizados en estos experimentos tuvieron una masa de 3.6 ± 0.06 gr, largo de 24.6 ± 0.15 cm y ancho de 17.2 ± 0.06 cm ($n = 16$ huevos), mientras que las medidas de los huevos en los nidos experimentales fueron 3.9 ± 0.04 gr, 25.4 ± 0.1 cm y 17.6 ± 0.07 cm ($n = 49$ huevos), respectivamente para la masa, largo y ancho (prueba de Mann-Whitney; masa, $U = 50$, $P = 0.002$; largo, $U = 55,5$, $P = 0.006$; ancho, $U = 52,5$, $P = 0.004$). Estos huevos fueron extraídos de nidos activos de cardenal en estadio de puesta en el mismo sitio de estudio.

Las diferencias en las respuestas frente a los distintos modelos presentados (defensa activa del nido) se evaluaron con la prueba de Friedman, mientras que las diferencias en las frecuencias de rechazo de huevos parásitos se evaluaron utilizando pruebas de chi-cuadrado. En los casos en los que las variables presentaron distribuciones claramente alejadas de la normalidad se eligieron pruebas no paramétricas, que en estas condiciones resultan más confiables que las paramétricas y

pueden presentar similar potencia (Zar 1999). Los análisis estadísticos se realizaron con el paquete STATISTICA 7.0. Los valores que se reportan son promedios \pm error estándar y las diferencias se consideraron significativas con un valor de $P < 0,05$.

RESULTADOS

Frecuencia de parasitismo y relación con el sitio de nidificación

El 6,9% de los nidos (9 de 130 nidos monitoreados desde el estadio de puesta e incubación temprana) fue parasitado por el Tordo Renegrado. El primer nido parasitado se registró el 15 de octubre y el último el 15 de diciembre. En ningún caso se encontró más de un huevo parásito por nido. Los morfos de huevos parásitos encontrados en los nidos fueron: blanco inmaculado ($n = 1$ huevo), poco manchados ($n = 5$ huevos) y muy manchados ($n = 3$ huevos). Siete de estos nidos (78%) fueron parasitados en el estadio de puesta y dos (22%) en el de incubación temprana. En ningún caso el huevo parásito fue incubado exitosamente. Seis de los nueve huevos parásitos (66,7%) fueron removidos del nido y en los otros tres casos el nido fue abandonado inmediatamente después del parasitismo. En tres de estos nidos (33%) se observaron picaduras en alguno de los huevos del hospedador (Fig. 6.7), mientras que en otros dos nidos (22%) desapareció uno de los huevos del hospedador.



Figura 6.7. Huevo de Cardenal Común con picaduras de Tordo Renegrado.

No se detectaron nidos parasitados hacia el final de la temporada reproductiva (enero-febrero; Fig. 6.8). La ocurrencia de parasitismo no varió con la especie arbórea (prueba de chi-cuadrado; $\chi^2 = 0,25$, $df = 1$, $P = 0,62$) ni entre sitios ($\chi^2 = 1,35$, $df = 2$, $P = 0,51$). La distancia del nido al borde de la copa del árbol fue significativamente mayor

para los nidos parasitados que para los no-parasitados ($114,5 \pm 19,4$ cm para los nidos parasitados y $58,4 \pm 3,5$ cm para los no-parasitados) (regresión logística; $\chi^2 = 9,1$, $df = 1$, $P = 0,003$; Fig. 6.9). La altura del árbol, cobertura de la copa del árbol-nido, altura del nido y cobertura en los alrededores no fueron significativamente diferentes entre nidos parasitados y no-parasitados (altura del árbol, $\chi^2 = 0,31$, $df = 1$, $P = 0,58$; cobertura de copa, $\chi^2 = 0,15$, $df = 1$, $P = 0,69$; altura del nido, $\chi^2 = 0,68$, $df = 1$, $P = 0,41$; cobertura en los alrededores, $\chi^2 = 0,05$, $df = 1$, $P = 0,83$).

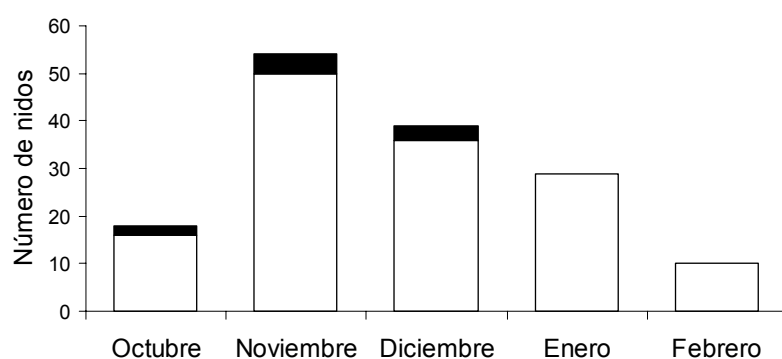


Figura 6.8. Número de nidos de Cardenal Común disponibles para parasitar (barras blancas) y nidos parasitados por el Tordo Renegrado (barras negras) en relación al momento de la temporada reproductiva.

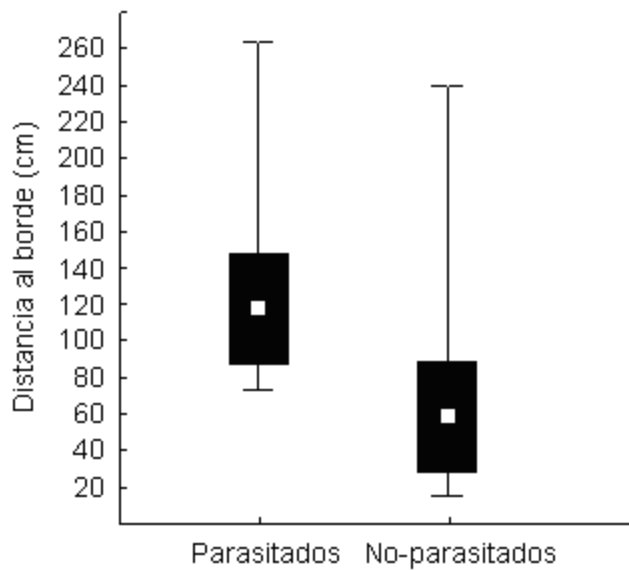


Figura 6.9. Distancia mínima del nido de Cardenal Común al borde de la copa del árbol para nidos parasitados y no-parasitados por el Tordo Renegrido. En el centro se indica la media, el recuadro negro la media \pm 30 cm y las barras verticales los valores mínimos y máximos.

Experimento 1: Defensa del nido

En los experimentos realizados en el estadio de puesta, la única respuesta agonista que mostró diferencias entre modelos fue la frecuencia de cantos agresivos (Disturbio), diferenciando al modelo control depredador de los otros dos (modelo parásito y control no-depredador, Tabla 6.1). Sin embargo, en el estadio de incubación todas las variables analizadas (Nido, Acercamiento, Disturbio y Agresión) mostraron diferencias significativas entre los modelos, pero las diferencias fueron siempre entre el control depredador y los restantes modelos (Tabla 6.1). En los experimentos en nidos en estadio de pichones, todas las variables analizadas (Nido, Acercamiento, Disturbio y Agresión) mostraron diferencias significativas entre los modelos, pero siempre diferenciando al modelo control depredador de los restantes (Tabla 6.1).

Tabla 6.1. Respuestas del Cardenal Común frente al modelo parásito (hembra adulta de Tordo Renegrado, MB), control no depredador (hembra adulta de Tordo Músico, AB) y control depredador (macho adulto de Pirincho, GG) para nidos en estadio de puesta ($n = 11$ nidos), incubación ($n = 10$ nidos) y pichones ($n = 9$ nidos). Las variables registradas fueron: proporción de tiempo dentro del nido (Nido), proporción de tiempo que alguno de los miembros de la pareja permanecía a menos de 2 m del nido (Acercamiento), número de cantos agresivos hacia el modelo durante los 5 minutos de observación (Disturbio) y número de ataques al modelo durante los 5 minutos de observación (Agresión). Se indica la media y EE, el valor del estadístico de Friedman, el valor de la probabilidad y las diferencias significativas entre los modelos.

		Tordo Renegrado (MB)	Tordo Músico (AB)	Pirincho (GG)	Prueba de Friedman	Diferencias
Puesta	Nido (%)	0,28 ± 0,09	0,28 ± 0,08	0,09 ± 0,06	$\chi^2 = 4,7$ $P = 0,09$	Mb = Ab = Gg
	Acercamiento (%)	0,5 ± 0,1	0,48 ± 0,07	0,65 ± 0,09	$\chi^2 = 1,4$ $P = 0,48$	Mb = Ab = Gg
	Disturbio	0,9 ± 0,39	1,1 ± 0,49	5,91 ± 0,61	$\chi^2 = 17,7$ $P < 0,001$	Mb y Ab < Gg
	Agresión	0,64 ± 0,36	0,18 ± 0,12	0,64 ± 0,31	$\chi^2 = 2,6$ $P = 0,26$	Mb = Ab = Gg
Incubación	Nido (%)	0,39 ± 0,1	0,23 ± 0,06	0,02 ± 0,02	$\chi^2 = 10,1$ $P = 0,006$	Mb y Ab > Gg
	Acercamiento (%)	0,48 ± 0,08	0,61 ± 0,07	0,84 ± 0,05	$\chi^2 = 7,8$ $P = 0,02$	Mb y Ab < Gg
	Disturbio	2 ± 0,8	4 ± 1,8	11,6 ± 3,1	$\chi^2 = 16,7$ $P < 0,001$	Mb y Ab < Gg
	Agresión	0,5 ± 0,5	1,6 ± 0,9	4,5 ± 1,9	$\chi^2 = 10,9$ $P = 0,004$	Mb y Ab < Gg
Pichones	Nido (%)	0,13 ± 0,04	0,29 ± 0,1	0 ± 0	$\chi^2 = 13,4$ $P < 0,001$	Mb y Ab > Gg
	Acercamiento (%)	0,49 ± 0,07	0,4 ± 0,08	0,84 ± 0,07	$\chi^2 = 4,48$ $P = 0,03$	Mb y Ab < Gg
	Disturbio	6,6 ± 1,3	6,2 ± 1,9	16,3 ± 2,8	$\chi^2 = 27$ $P < 0,001$	Mb y Ab < Gg
	Agresión	0,9 ± 0,3	1,1 ± 0,6	7 ± 1,9	$\chi^2 = 27$ $P < 0,001$	Mb y Ab < Gg

Frente a este modelo depredador los despliegues agonistas más intensos (Disturbio y Agresión) se incrementaron significativamente conforme avanzó el ciclo reproductivo (prueba de Kruskal-Wallis; agresión, $H_2 = 7,47$, $P = 0,02$; disturbio, $H_2 = 8,98$, $P = 0,01$; contrastes significativos para Disturbio, puesta-incubación: $P < 0,01$, puesta-pichones: $P < 0,01$, incubación-pichones: $P = 0,02$; Agresión, puesta-incubación:

$P < 0,01$, puesta-pichones: $P < 0,01$, incubación-pichones: $P = 0,03$; Fig. 6.11). Los despliegues agonistas menos intensos (Acercamiento y Nido) no variaron a lo largo del ciclo reproductivo (prueba de Kruskal-Wallis; acercamiento, $H_2 = 2,67$, $P = 0.26$; nido, $H_2 = 1.75$, $P = 0.42$).

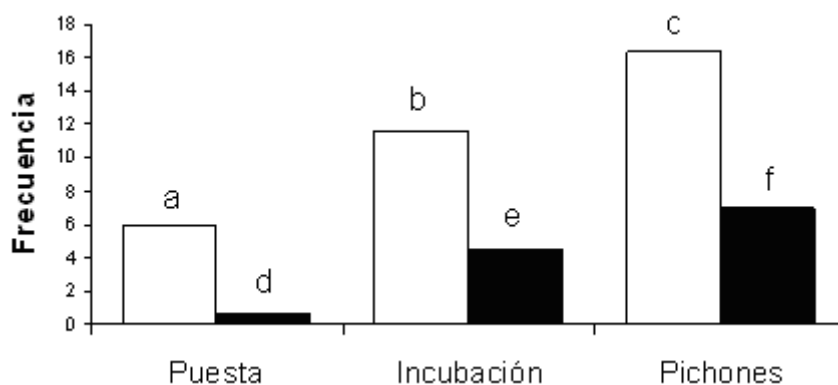


Figura 6.11. Número de cantos agresivos (Disturbio, barras blancas) y número de ataques al modelo (Agresión, barras negras) del Cardenal Común frente al modelo depredador en estadio de puesta, incubación y pichones. Las letras sobre las barras muestran las diferencias de la prueba a posteriori de Tukey.

Experimento 2: Reconocimiento y rechazo de huevos parásitos

En el 100% de los nidos en puesta ($n = 35$ nidos), el 95% de los nidos en incubación temprana ($n = 21$ nidos) y el 100% de los nidos en incubación tardía ($n = 12$ nidos), se observó el rechazo de los huevos parásitos naturales (Tabla 6.3). En forma semejante, en el 97% de los nidos en puesta ($n = 34$ nidos), el 95% de los nidos en incubación temprana ($n = 20$ nidos) y el 100% de los nidos en incubación tardía ($n = 12$ nidos), se observó la remoción del huevo parásito (Tabla 6.3). No se encontraron diferencias en las frecuencias de rechazo a lo largo del ciclo reproductivo (prueba de chi-cuadrado; $\chi^2 = 2.2$, $df = 2$, $P = 0.32$) ni entre morfos de huevos parásitos ($\chi^2 = 2.4$, $df = 2$, $P = 0.29$). No se encontraron huevos parásitos dañados dentro del nido, todos ellos fueron removidos completamente o el nido fue abandonado (Tabla 6.3). En ninguno de los experimentos se encontraron daños en los huevos del hospedador asociados a la remoción de los huevos parásitos naturales. En el 97% de los nidos parasitados (64 de 66 nidos), la remoción ocurrió dentro de las 24 horas de realizado el experimento (en los dos nidos restantes el rechazo se produjo entre las 24 y 48 horas).

Cinco nidos fueron filmados luego de realizar el experimento con huevos parásitos, pero sólo en dos de ellos se pudo observar la remoción del huevo. Estos dos casos permitieron determinar que los cardenales primero pican y perforan el huevo dentro del nido (en ocasiones con fuertes y violentos picotazos) y una vez roto lo agarran con el pico para removerlo. En estos dos nidos el rechazo tomó sólo 80 y 105 segundos respectivamente. En los tres nidos restantes, el rechazo no se observó dentro de los primeros 45 minutos posteriores al experimento y, llamativamente, continuaron con la incubación de los huevos (aunque la remoción ocurrió igualmente dentro de las 24 horas).

Tabla 6.3. Resultados experimentales del reconocimiento y rechazo de huevos naturales de Tordo Renegrido (blancos inmaculados, poco manchados y muy manchados) y huevos conespecíficos en nidos de Cardenal Común. Los experimentos se llevaron a cabo en 44 nidos en puesta, 28 en incubación temprana y 12 en incubación tardía. Se indica el número de nidos y los valores porcentuales.

		Remueven y continúan	Remueven y abandonan	Abandonan sin remover	Aceptan	Total
Nidos en puesta	Blancos inmaculados	12 (100%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	12
	Poco manchados	11 (85%)	2 (15%)	0 (0%)	0 (0%)	13
	Muy manchados	9 (90%)	0 (0%)	1 (10%)	0 (0%)	10
	Conespecíficos	0 (0%)	0 (0%)	1 (11%)	8 (89%)	9
Nidos en incubación temprana	Blancos inmaculados	5 (100%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	5
	Poco manchados	8 (89%)	1 (11%)	0 (0%)	0 (0%)	9
	Muy manchados	6 (86%)	0 (0%)	0 (0%)	1 (14%)	7
	Conespecíficos	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	7 (100%)	7
Nidos en incubación tardía	Blancos inmaculados	1 (100%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	1
	Poco manchados	8 (100%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	8
	Muy manchados	3 (100%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	3
	Conespecíficos	-	-	-	-	-

Los cardenales rechazaron el 100% de los huevos artificiales de yeso en los nidos en estadio de puesta ($n = 9$) e incubación ($n = 6$). Al igual que en los experimentos con huevos parásitos naturales, nunca se encontraron los huevos experimentales dañados dentro del nido, todos ellos fueron removidos completamente o el nido fue abandonado (Tabla 6.3). En los nidos en estadio de puesta, el 78% ($n = 7$) removió a los huevos de yeso y el 22% restante abandonó el nido sin removerlos, mientras que en los

nidos en incubación el 100% ($n = 6$) los removió del nido (Tabla 6.3). Cinco huevos de yeso removidos fueron encontrados en el suelo en un radio de 3 m alrededor del nido, todos ellos con signos de daño en su superficie (Fig. 6.12). Sólo dos nidos (15%) presentaron daños en alguno de los huevos del hospedador (huevos astillados que luego de unos días desaparecieron del nido, posiblemente removidos por los cardenales). Finalmente, el 100% de las remociones de los huevos artificiales ($n = 13$ nidos) ocurrió dentro de las 24 de realizado el experimento.



Figura 6.12. Imagen que ilustra los daños en los huevos artificiales de yeso removidos por el Cardenal Común luego de adicionarlos experimentalmente en el nido.

El 11% (1 de 9) de los nidos parasitados con huevos conespecíficos en el estadio de puesta rechazó el huevo conespecífico mientras que ninguno (0 de 7 nidos) de los nidos parasitados con huevos conespecíficos en el estadio de incubación removió el huevo conespecífico (Tabla 6.3). El comportamiento de rechazo fue significativamente diferente entre experimentos con huevos conespecíficos y huevos parásitos naturales (prueba de chi-cuadrado; $\chi^2 = 71$, $df = 1$, $P < 0.001$) o huevos artificiales ($\chi^2 = 27$, $df = 1$, $P < 0.001$). No hubo diferencias en el comportamiento de rechazo entre huevos naturales y artificiales ($\chi^2 = 0,22$, $df = 1$, $P = 0.64$).

DISCUSIÓN

Los resultados de este capítulo indican que: 1) el parasitismo tuvo una baja frecuencia y estuvo acotado a la primera mitad de la temporada reproductiva del Cardenal Común, 2) la frecuencia de parasitismo fue mayor en los nidos ubicados más

lejos del borde de la copa, 3) la principal defensa utilizada frente al parasitismo de cría fue el rechazo de los huevos parásitos, 4) este rechazo se produjo sin dañar a sus propios huevos, 5) no se rechazaron los huevos conespecíficos agregados artificialmente. Además, no se detectaron diferencias en las tasas de rechazo entre periodos con mayor o menor riesgo de parasitismo (puesta e incubación temprana vs. incubación tardía).

La frecuencia de parasitismo natural del Tordo Renegrado en nidos de cardenal fue baja (aproximadamente 7%) y ningún huevo parásito fue incubado con éxito. De la Peña (2005) menciona la presencia de huevos parásitos en los nidos de cardenal en Santa Fe, pero no reporta pichones parásitos creciendo en sus nidos. En otras especies del género también se han reportado huevos del Tordo Renegrado, por ejemplo *P. capitata* en el norte de Argentina (Di Giacomo 2005) y *P. baeri* y *P. gularis* en Brasil (Sick 1997, Dornas 2008). Sin embargo, pocos reportes de representantes del género *Paroaria* (*P. nigrogenis*) indican a adultos alimentando pichones de Tordo Renegrado (Greeney y col. 2004, Di Giacomo 2005). En *Neothraupis fasciata* (especie hermana del grupo *Paroaria*) también se han reportado bajas frecuencias de parasitismo de Tordo Renegrado (~2%) y raramente pichones parásitos criándose en sus nidos en el centro de Brasil (Duca 2007).

En oposición a lo encontrado por otros autores (Hahn y Hatfield 1995, Brittingham y Temple 1996, Larison y col. 1998, Clarke y col. 2001, Saunders y col. 2003), los resultados de esta investigación indican que el Tordo Renegrado parasitó más frecuentemente los nidos menos expuestos entre el follaje. La menor visibilidad de estos nidos podría permitir que la hembra parásita se acerque al nido sin ser detectada por el hospedador (Grieff y Sealy 2000, McLaren y Sealy 2003, Fiorini y col. 2009a). Para algunos autores (Soler y col. 1995b, Fiorini y col. 2009a) los nidos más ocultos podrían tener menores tasas de depredación y así aumentar las posibilidades de supervivencia del nido. Sin embargo, la medida de la profundidad del nido dentro de la copa no afectó las tasas de supervivencia diaria de los nidos (ver Resultados en Capítulo 7).

En general, aceptar el huevo parásito es la respuesta más común entre los hospedadores frente al parasitismo de los tordos americanos (Rothstein 1990). Sin embargo, los resultados de esta investigación indican que los cardenales fueron muy eficientes en el reconocimiento y rechazo de los huevos parásitos y que, además, no hubo costos (i.e. rotura de los propios huevos) asociados con el rechazo de huevos naturales de tordo. En el otro extremo, los cardenales no invirtieron energía en la

defensa activa del nido (i.e. agresión a hembras parásitas), mostrando similares comportamientos agonistas frente a la especie parásita y un control no parásito.

Algunos trabajos indican que la habilidad de poseer una u otra defensa antiparasitaria depende de la historia de contacto entre la especie parásita de cría y la especie hospedadora (Soler y Moller 1990, Briskie y col. 1992, Soler y col. 1999b). Según Soler (1999a) el mecanismo de defensa activa del nido sería ancestral, mientras que el rechazo de huevos parásitos sería un estado derivado en el proceso evolutivo. En este contexto, todos los hospedadores se habrían comportado en un principio de manera agresiva hacia las especies parásitas de cría. Pero los parásitos desarrollaron estrategias para contrarrestar la defensa del nido, como por ejemplo usando la misma defensa del hospedador para encontrar el nido (Smith y col. 1984, Carter 1986, Uyehara y Narins 1995). Luego de la evolución del reconocimiento y rechazo de los huevos parásitos, estos hospedadores podrían haber perdido las respuestas agresivas frente al parásito porque los costos (i.e. detección de sus nidos) excederían a los beneficios (evitar que el parásito acceda al nido). En esta región dentro del área de distribución de los cardenales y tordos renegridos, es probable que la historia de contacto de ambas especies sea larga y que el comportamiento de rechazo de huevos haya reemplazado a la defensa activa del nido.

Para muchos autores existen importantes costos asociados al reconocimiento y rechazo de los huevos parásitos (Rothstein 1982, Davies y Brooke 1988, Davies y Brooke 1989a, Davies y col. 1996). Sin embargo, los resultados de este trabajo indican que los costos asociados al rechazo fueron prácticamente cero. Los cardenales tienen un pico fuerte pero no lo suficientemente grande como para ‘agarrar’ a los huevos parásitos con el pico y trasladarlos fuera del nido sin previamente romperlos. En las filmaciones se pudo observar que este hospedador primero perfora con el pico el huevo parásito y luego lo traslada fuera del nido. Lorenzana y Sealy (2001) proponen que los costos de rechazo de huevos parásitos son cuatro veces más grandes para los hospedadores que deben romper los huevos antes de removerlos que para los que los remueven sin romperlos. Sin embargo, los cardenales lograron remover de una forma muy efectiva a los huevos parásitos sin poner en riesgo sus propios huevos. Incluso en la remoción de los huevos artificiales de yeso (en donde la remoción debería tener un costo adicional debido a la imposibilidad de crear un orificio), se encontró sólo un leve daño sobre sus propios huevos.

Los cardenales rechazaron todos los tipos de morfos de huevos utilizados en los experimentos (desde blancos inmaculados hasta muy manchados), convirtiéndose en el primer hospedador bien documentado que rechaza los huevos parásitos manchados de Tordo Renegrado. Mason (1986a) reportó que las Tijeretas (*Tirannus savana*) y los Horneros (*Furnarius rufus*) rechazaban tanto los huevos parásitos blancos como los manchados, pero con un número de nidos muy reducido (cuatro y tres nidos respectivamente para Tijeretas y Horneros). Hoy sabemos, sin embargo, que el rechazo de huevos parásitos en los Horneros está relacionado al tamaño de los huevos y no a su coloración (Mason y Rothstein 1986).

Se ha observado que muchas especies rechazadoras remueven a los huevos parásitos inmediatamente luego de evento de parasitismo, lo que lleva a los investigadores a subestimar las frecuencias de parasitismo (Rothstein 1977, Scott 1977, Sealy y Neudorf 1995). En este capítulo, a pesar de haberse monitoreado cuidadosamente los nidos en puesta e incubación, es posible que algunos eventos de parasitismo no hayan sido detectados por la rápida remoción de los huevos parásitos. El rechazo del huevo parásito estuvo probablemente a cargo de la hembra de Cardenal (Skutch 1989, Isler e Isler 1999). A modo de ejemplo, seis de los nidos parasitados experimentalmente con huevos naturales parásitos fueron monitoreados luego de dos horas de realizado el experimento, encontrándose que en cinco de ellos (83%) la remoción ya había ocurrido. Sin embargo, entre los cinco nidos que pudieron ser filmados, se encontró que en dos de ellos la remoción ocurrió en 1-2 minutos luego de la adición del huevo parásito, pero en los otros tres continuaron con la incubación y la remoción no ocurrió dentro de la primera hora. Todo esto indica que el tiempo transcurrido hasta la remoción del huevo parásito puede ser variable entre nidos.

En coincidencia con la hipótesis de Soler y col. (1999a) sobre el antagonismo en las respuestas antiparasitarias, los cardenales presentan sólo una de las defensas frente al parasitismo de cría (rechazo de huevos parásitos). Como ya ha sido mencionado por otros autores (Smith y col. 1984, Carter 1986, Uyehara y Narins 1995, Tewksbury y col. 2002, Peer 2006, pero ver Gill y col. 1997, Clotfelter 1998 y Fiorini y Reboreda 2006), la defensa activa del nido podría estar asociada a un mayor riesgo de detectabilidad por depredadores o por los mismos parásitos de cría. Además, algunos autores han indicado que mantener una guardia intensiva del nido podría ser costoso para el hospedador, ya que reduciría el tiempo disponible para la búsqueda de alimento (Komdeur y Kats 1999). Entonces, los costos asociados a la defensa activa del nido y el costo-cero del

rechazo de los huevos parásitos convertirían al rechazo como la opción más efectiva frente al parasitismo de cría.

Los resultados experimentales indicaron que no hubo diferencias en la intensidad de la defensa durante la etapa de huevos (puesta e incubación temprana y tardía). El rechazo del huevo parásito parecería innecesario a partir de la mitad del periodo de incubación, ya que estos huevos no tendrían oportunidad de eclosionar a tiempo. Sin embargo, los cardenales mantuvieron una alta frecuencia de rechazo a lo largo de toda la etapa de huevos dentro del ciclo reproductivo. Algunos estudios en cuclillos europeos encontraron diferencias en la frecuencia de rechazo entre los estadios de puesta (o incubación temprana) e incubación tardía, pero al mismo tiempo también encontraron pérdida de huevos propios asociados al rechazo (Moskat y Honza 2002, Moskat 2005). En los cardenales, el costo de rechazo fue prácticamente cero, por lo que mantenerlo a lo largo de toda la etapa de huevos no sería costoso, aún cuando no representa un riesgo para el hospedador.

Este hospedador retiene la habilidad de rechazar rápida y eficientemente a los huevos parásitos aún cuando la especie parásita no tiene éxito en sus nidos. Si los tordos renegridos siguen parasitando a los cardenales, aún en una frecuencia tan baja como la reportada en este capítulo, sería suficiente presión de selección para que esta defensa siga activa. Pero por qué el Tordo Renegrido sigue intentando parasitar a una especie que rechaza tan eficientemente sus huevos? La explicación podría estar en la estrategia de puesta de huevos de las hembras parásitas de cría. Estudios recientes indican que la fecundidad de cada hembra es baja y que depositan sus huevos selectivamente entre los hospedadores disponibles (Alderson y col. 1999, Hahn y col. 1999, Strausberger y Ashley 2003, Woolfenden y col. 2003). Sin embargo, algunos autores (Alderson y col. 1999, Woolfenden y col. 2003) han propuesto que existiría selección de hospedadores pero que eventualmente podrían utilizar hospedadores que no necesariamente crían con éxito a sus pichones. Entonces, una primera posible explicación sería que algunas hembras parásitas utilizan a los cardenales cuando otros hospedadores más apropiados no están disponibles en el área. Por otro lado, una segunda posible explicación sería que algunas hembras parásitas erróneamente reconocen al cardenal como un hospedador apropiado y debido a la ausencia de una defensa activa del nido, lograrían parasitarlo fácilmente.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alderson, G. W., H. L. Gibbs y S. G. Sealy. 1999. Determining the reproductive behaviour of individual Brown-headed Cowbirds using microsatellite DNA markers. *Animal Behaviour* 58: 895–905.
- Astíe, A. A. y J. C. Reboreda. 2006. Costs of egg punctures and Shiny Cowbird parasitism on Creamy-bellied Thrush reproductive success. *Auk* 123: 23–32.
- Astíe, A. A. y J. C. Reboreda. 2009. Function of egg punctures by Shiny Cowbird in parasitized and unparasitized Creamy-bellied Thrush nests. *Journal of Field Ornithology* 80: 336–343.
- Briskie, J. V. y S. G. Sealy. 1990. Evolution of short incubation periods in the parasitic cowbirds *Molothrus* spp. *Auk* 107: 789–794.
- Briskie, J. V., S. G. Sealy y K. A. Hobson. 1990. Differential parasitism of Least Flycatchers and Yellow Warblers by the Brown-headed Cowbird. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 27: 403–410.
- Briskie, J. V., S. G. Sealy y K. A. Hobson. 1992. Behavioral defenses against avian brood parasitism in sympatric and allopatric populations. *Evolution* 46: 334–340.
- Brittingham, M. C. y T. A. Temple. 1996. Vegetation around parasitized and non-parasitized nests within deciduous forest. *Journal of Field Ornithology* 67: 406–413.
- Carter, M. D. 1986. The parasitic behavior of the Bronzed Cowbird in South Texas. *Condor* 88: 11–25.
- Clarke, A. L., I. J. Øien, M. Honza, A. Moksnes y E. Røskoft. 2001. Factors affecting Reed Warbler risk of brood parasitism by the Common Cuckoo. *Auk* 118: 534–538.
- Clotfelter, E. D. 1998. What cues do Brown-headed Cowbirds use to locate Red-winged Blackbird host nests? *Animal Behaviour* 55: 1181–1189.
- Clotfelter, E. D y K. Yasukawa. 1999. The effect of aggregated nesting on Red-winged Blackbird nest success and brood parasitism by Brown-headed Cowbird. *Condor* 101: 729–736.
- Cruz, A., T. Manolis y J. W. Wiley. 1985. The Shiny Cowbird: a brood parasite expanding its range in the caribbean region. *Ornithological Monographs* 36: 607–620.

- Cruz, A., W. Post, J. W. Wiley, C. P. Ortega, T. K. Nakamura y J. W. Prather. 1998. Potential impacts of cowbird range expansion in Florida. En Rothstein, S. I. y S. K. Robinson (eds.). Parasitic birds and their hosts: studies in coevolution. Oxford University Press, New York, Estados Unidos de América.
- Davies, N. B. 2000. Cuckoos, cowbirds and other cheats. Oxford University Press, Londres, Inglaterra.
- Davies, N. B. y M. L. Brooke. 1988. Cuckoos versus Reed Warblers: Adaptations and counteradaptations. *Animal Behaviour* 36: 262–284.
- Davies, N. B. y M. L. Brooke. 1989a. An experimental study of co-evolution between the cuckoo, *Cuculus canorus*, and its hosts. I. Host egg discrimination. *Journal of Animal Ecology* 58: 207–224.
- Davies, N. B. y M. L. Brooke. 1989b. An experimental study of co-evolution between the cuckoo, *Cuculus canorus*, and its hosts. II. Host egg markings, chick discrimination and general discussion. *Journal of Animal Ecology* 58: 225–236.
- Davies, N. B. y M. L. Brooke. 1998. Cuckoos versus hosts: Experimental evidence for coevolution. En Rothstein, S. I. y S. K. Robinson (eds.). Parasitic birds and their hosts: studies in coevolution. Oxford University Press, New York, Estados Unidos de América.
- Davies, N. B., M. L. Brooke y A. Kacelnik. 1996. Recognition errors and probability of parasitism determine whether reed warblers should accept or reject mimetic cuckoo eggs. *Proceedings of the Royal Society B* 263: 925–931.
- Davis, S. K., D. R. Klippenstine y R. M. Brigham. 2002. Does egg rejection account for the low incidence of cowbird parasitism in Chestnut-collared Longspurs (*Calcarius ornatus*)? *Auk* 119: 556–560.
- Dawkins, R. y J. R. Krebs. 1979. Arms races between and within species. *Proceedings of the Royal Society B* 205: 489–511.
- De la Peña, M. R. 2005. Reproducción de las aves Argentinas (con descripción de pichones). LOLA, Buenos Aires, Argentina.
- Di Giacomo, A. G. 2005. Aves de la Reserva El Bagual. En Di Giacomo, A. G. y S. F. Krapovickas (eds.). Historia natural y paisaje de la Reserva El Bagual. Temas de Naturaleza y Conservación 4. Aves Argentinas / Asociación Ornitológica del Plata, Argentina.

- Dornas, T. 2008. Descrição de ninho e ovos do cardeal-de-Góias *Paroaria baeri* e relato de nidoparasitismo na região do Cantão, vale do rio Araguaia, Tocantins, Brasil. *Cotinga* 30: 68–69.
- Duca, C. 2007. Biologia e conservação de *Neothraupis fasciata* (Aves: Thraupidae) no Cerrado do Brasil Central. Tesis de Doctorado. Universidade de Brasília, Brasil.
- Fernández, G. J. y N. M. Duré Ruiz. 2007. Éxito reproductivo y productividad del chingolo (*Zonotrichia capensis*) en un área de monte de la provincia de Buenos Aires Argentina). *Ornitología Neotropical* 18: 481–492.
- Fiorini, V. D. y J. C. Reboreda. 2006. Cues used by shiny cowbirds (*Molothrus bonariensis*) to locate and parasitise Chalk-browed Mockingbird (*Mimus saturninus*) nests. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 60: 379–385.
- Fiorini, V.D., D.T. Tuero y J.C. Reboreda. 2009a. Host behaviour and nest-site characteristics affect the likelihood of brood parasitism by shiny cowbirds on chalk-browed mockingbirds. *Behaviour* 146: 1387–1403.
- Fiorini, V. D., D. T. Tuero y J. C. Reboreda. 2009b. Shiny Cowbirds synchronize parasitism with host laying and puncture host eggs according to host characteristics. *Animal Behaviour* 77: 561–568.
- Fraga, R. M. 1985. Host-parasite interactions between Chalk-browed Mockingbirds and Shiny Cowbirds. *Ornithological Monographs* 36: 829–844.
- Fraga, R. M. 2002. Notes on new or rarely reported Shiny Cowbird hosts from Argentina. *Journal of Field Ornithology* 73: 213–219.
- Friedmann, H. 1929. The cowbirds, a study in the biology of social parasitism. C. C. Thomas (ed.). Springfield, Illinois, Estados Unidos de América.
- Friedmann, H. y L. F. Kiff. 1985. The parasitic cowbirds and their hosts. *Proceeding of the Western Foundation of Zoology* 2: 226–304.
- Gill, S. A. y S. G. Sealy. 1996. Nest defence by the Yellow Warblers: recognition of a brood parasite and an avian predator. *Behaviour* 133: 263–282.
- Gill, S. A., P. M. Grieff, L. M. Staib y S. G. Sealy. 1997. Does nest defense deter or facilitate cowbird parasitism? A test of the nesting cue hypothesis. *Ethology* 103: 56–71.
- Greeney, H. F., R. A. Gelis y R. White. 2004. Notes on breeding birds from an Ecuadorian lowland forest. *Bulletin British Ornithologists* 124: 28–37.

- Grieff, P. M. y S. G. Sealy. 2000. Simulated host activity does not attract parasitism by Brown-headed Cowbirds (*Molothrus ater*). *Bird Behaviour* 13: 69–78.
- Grim, T. 2005. Host recognition of brood parasites: implications for methodology in studies of enemy recognition. *Auk* 122: 530–543.
- Hahn, D. C. y J. S. Hatfield. 1995. Parasitism at the landscape scale: cowbirds prefer forests. *Conservation Biology* 9: 1415–1424.
- Hahn, D. C., J. A. Sedgewick, I. S. Painter y N. J. Casna. 1999. A spatial and genetic analysis of cowbird host selection. *Studies in Avian Biology* 18: 204–217.
- Hobson, K. A. y S. G. Sealy. 1989. Responses of Yellow Warblers to the threat of cowbird parasitism. *Animal Behaviour* 38: 510–519.
- Hochberg, M. E. 1997. Hide or fight? The competitive evolution of concealment and encapsulation in parasitoid-host associations. *Oikos* 80: 342–352.
- Hoover, J. P. y S. K. Robinson. 2007. Retaliatory mafia behaviour by a parasitic cowbird favors host acceptance of parasitic eggs. *Proceedings of the National Academy of Sciences United States of America* 104: 4479–4483.
- Hoy, G. y H. Ottow. 1964. Biological studies on the Molothrini cowbirds (Icteridae) of Argentina. *Auk* 81: 186–203.
- Hudson, W. H. 1874. On the procreant instincts of the three species of *Molothrus* found in Buenos Aires. *Proceedings of the Zoological Society B* 1874: 153–174.
- Isler, M. L. y P. R. Isler. 1999. *The Tanagers: natural history, distribution, and identification*. Smithsonian Institution Press, Washington, Estados Unidos de América.
- Kattan, G. H. 1993. Reproductive strategy of a generalist brood parasite, the Shiny Cowbird, in the Cauca Valley, Colombia. Ph.D. dissertation, University of Florida, Gainesville, Florida, Estados Unidos de América.
- Kattan, G. H. 1997. Shiny cowbirds follow the shotgun strategy of brood parasitism. *Animal Behaviour* 53: 647–654.
- King, J. R. 1973. Reproductive relationships of the Rufous-collared Sparrow and the Shiny Cowbird. *Auk* 90: 19–34.
- Komdeur, J. y R. K. H. Kats. 1999. Predation risk affects trade-off between nest-guarding and foraging in Seychelles Warblers. *Behavioral Ecology* 10: 648–658.

- Krüger, O. 2007. Cuckoos, cowbirds and hosts: adaptations, trade-offs and constraints. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 362: 1873–1886.
- Langmore, N. E., S. Hunt y R. M. Kilner. 2003. Escalation of a coevolutionary arms race through host rejection of brood parasitic young. *Nature* 422: 157–160.
- Larison, B., S. A. Laymon, P. L. Williams y T. B. Smith. 1998. Song Sparrows vs. cowbird brood parasites: impacts of forest structure and nest-site selection. *Condor* 100: 93–101.
- Llambías, P., Ferretti V. y J. C. Reboreda. 2006. Egg discrimination and sex-specific pecking behaviour in parasitic cowbirds. *Ethology* 112: 1128–1135.
- López-Ortiz, R., E. A. Ventosa-Febles, K. R. Ramos-Álvarez, R. Medina-Miranda y A. Cruz. 2006. Reduction in host use suggests host specificity in individual Shiny Cowbirds (*Molothrus bonariensis*). *Ornitologia Neotropical* 17: 259–269.
- Lorenzana, J. C. y S. G. Sealy. 2001. Fitness costs and benefits of cowbird egg ejection by Gray Catbirds. *Behavioral Ecology* 3: 325–329.
- Lowther, P. E. 2009. List of victims and hosts of the parasitic cowbirds (*Molothrus*). Disponible on-line en <http://fm1.fieldmuseum.org/aa/Files/lowther/CBLList.pdf>. Acceso 10 de septiembre de 2010.
- Lowther, P. y W. Post. 1999. Shiny Cowbird (*Molothrus bonariensis*). En Poole, A. y F. Gill. (eds.). *The birds of North America*. Academy of Natural Sciences, American Ornithologists' Union. Washington, D.C., Estados Unidos de América.
- MacLean, I. G. y G. Rhodes. 1991. Enemy recognition and response in birds. *Current Ornithology* 8: 173–211.
- Mahler, B., V. A. Confalonieri, I. J. Lovette y J. C. Reboreda. 2007. Partial host fidelity in nest selection by the Shiny Cowbird (*Molothrus bonariensis*), a highly generalist avian brood parasite. *Journal of Evolutionary Biology* 20: 1918–1923.
- Mahler, B., I. Lovette, V. A. Confalonieri y J. C. Reboreda. 2008. Eggshell spotting in brood parasitic Shiny Cowbirds (*Molothrus bonariensis*) is not linked to

- the female sex chromosome. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 62: 1193–1199.
- Mahler, B., N. I. López, A. G. Di Giacomo y J. C. Reboreda. 2010. Increased plumage darkness of Shiny Cowbird females in the subtropics: an adaptation to bacterial degradation? *Ibis* 152: 775–781.
- Martin, T. E. 1993. Nest predation among vegetation layers and habitat types—revising the dogmas. *American Naturalist* 141: 897–913.
- Martín-Vivaldi, M., M. Soler y A. P. Møller. 2002. Unrealistically high costs of rejecting artificial model eggs in Cuckoo *Cuculus canorus* hosts. *Journal of Avian Biology* 33: 295–301.
- Marvil, R. E. y A. Cruz. 1989. Impact of Brown-headed Cowbird parasitism on the reproductive success of the Solitary Vireo. *Auk* 106: 476–80.
- Mason, P. 1986a. Brood parasitism in a host generalist, the Shiny Cowbird: II. Host selection. *Auk* 103: 61–69.
- Mason, P. 1986b. Brood parasitism in a host generalist, the Shiny Cowbird: I. The quality of different species as hosts. *Auk* 106: 52–60.
- Mason, P. 1987. Pair formation in cowbirds: evidence found for Screaming but not Shiny Cowbirds. *Condor* 89: 349–356.
- Mason, P. y S. I. Rothstein. 1986. Coevolution and avian brood parasitism: Cowbird eggs show evolutionary response to host discrimination. *Evolution* 40: 1207–1214.
- Massoni, V. y J. C. Reboreda. 1999. Egg puncture allows Shiny Cowbirds to assess host egg development and suitability for parasitism. *Proceedings of the Royal Society B* 266: 1871–1874.
- McLaren, M. C. y S. G. Sealy. 2000. Are nest predation and brood parasitism correlated in yellow warblers? A test of the cowbird predation hypothesis. *Auk* 117: 1056–1060.
- Mermoz, M. E. y J. C. Reboreda. 2003. Reproductive success of Shiny Cowbird (*Molothrus bonariensis*) parasitizing the larger Brown-and-yellow Marshbird (*Pseudoleistes virescens*). *Auk* 120: 1128–1139.
- Moksnes, A., E. Røskaft, A. T. Braa, L. Korsnes, H. M. Lampe y H. C. Pedersen. 1990. Behavioural responses of potential hosts towards artificial cuckoo eggs and dummies. *Behaviour* 116: 64–89.

- Moksnes, A., E. Røskaft y L. Korsnes. 1993. Rejection of cuckoo (*Cuculus canorus*) eggs by Meadow Pipits (*Anthus pratensis*). Behavioral Ecology 4: 120–127.
- Moskat, C. 2005. Nest defence and egg rejection in great reed warblers over the breeding cycle: are they synchronised with the risk of brood parasitism? Annales Zoologici Fennici 42: 579–586.
- Moskat, C. y M. Honza. 2002. European cuckoo *Cuculus canorus* parasitism and host's rejection behaviour in a heavily parasitized Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus* population. Ibis 144: 614–622.
- Neudorf, D. L. y S. G. Sealy. 1992. Reactions of four passerine species to threats of predation and cowbird parasitism: enemy recognition or generalized responses? Behaviour 123: 84–105.
- Ortega, C. P. 1998. Cowbirds and other brood parasites. University of Arizona Press, Tucson, Arizona, Estados Unidos de América.
- Ottoni, E. B. 2000. EthoLog 2.2: a tool for the transcription and timing of the behavior observation sessions. Behavior Research Methods, Instruments, and Computers 32: 446–449.
- Payne, R. B., L. L. Payne y I. Rowley. 1985. Splendid Wren *Malurus splendens* response to cuckoos: an experimental test of social organization in a communal bird. Behaviour 94: 108–127.
- Payne, R. B., L. L. Payne y J. L. Woods. 1998. Song learning in brood parasitic Indigobirds *Vidua chalybeata*: song mimicry of the host species. Animal Behaviour 55: 1537–1553.
- Peer, B. D. 2006. Egg destruction and egg removal by avian brood parasites: adaptiveness and consequences. Auk 123: 16–22.
- Peer, B. D. y S. G. Sealy. 1999. Laying time of the Bronzed Cowbird. Wilson Bulletin 111: 137–139.
- Peer, B. D., S. I. Rothstein, M. J. Kuehn y R. C. Fleischer. 2005. Host defenses against cowbird (*Molothrus* spp.) parasitism: Implications for cowbird management. En Ortega, C. P., J. F. Chace y B. D. Peer (eds.). Management of cowbirds and their hosts: balancing science, ethics, and mandates. Ornithological Monographs 57.
- Petit, L. 1991. Adaptive tolerance of cowbird parasitism by *Prothonotary* Warblers. A consequence of nest-site limitation. Animal Behaviour 41: 425–432.

- Petrie, M. y A. P. Møller. 1991. Laying eggs in others' nests: intraspecific brood parasitism in birds. *Trends in Ecology and Evolution* 6: 315–320.
- Post, W. y J. W. Wiley. 1977. Reproductive interactions of the Shiny Cowbird and the Yellow-shouldered Blackbird. *Condor* 79: 176–84.
- Post, W., A. Cruz y D. B. McNair. 1993. The North-american invasion pattern of the Shiny Cowbird. *Journal of Field Ornithology* 64: 32–41.
- Prather, J. W., A. Cruz, P. F. Weaver y J. W. Wiley. 2007. Effects of experimental egg composition on rejection by Village Weavers (*Ploceus cucullatus*). *Wilson Journal of Ornithology* 119: 703–711.
- Reboreda, J. C., M. E. Mermoz, V. Massoni, A. A. Astié y F. L. Rabuffetti. 2003. Impacto del parasitismo de cría del Tordo Renegrado (*Molothrus bonariensis*) sobre el éxito reproductivo de sus hospedadores. *Hornero* 18: 77–88.
- Røskaft, E., A. Moksnes, B. G. Stokke, V. Bicík y C. Moskát. 2002. Aggression to dummy cuckoos by potential European cuckoo hosts. *Behaviour* 139: 613–628.
- Rothstein, S. I. 1975. An experimental and teleonomic investigation of avian brood parasitism. *Condor* 77: 250–271.
- Rothstein, S. I. 1977. Cowbird parasitism and egg recognition of the Northern Oriole. *Wilson Bulletin* 89: 21–32.
- Rothstein, S. I. 1982. Mechanisms of avian egg recognition: Which egg parameters elicit responses by rejecter species? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 11: 229–239.
- Rothstein, S. I. 1990. A model system for coevolution: Avian brood parasitism. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 481–508.
- Rothstein, S. I. y S. K. Robinson. 1998. The evolution and ecology of brood parasitism. En Rothstein, S. I. y S. K. Robinson (eds.). *Parasitic birds and their hosts: studies in coevolution*. Oxford University Press, New York, Estados Unidos de América.
- Saunders, C. A., P. Arcese y K. D. O'Connor. 2003. Nest site characteristics in the Song Sparrow and parasitism by Brown-Headed Cowbirds. *Wilson Bulletin* 115: 24–28.
- Scott, D. M. 1977. Cowbird parasitism on the Gray Catbird at London, Ontario. *Auk* 94: 18–27.

- Scott, D. M. 1991. The time of day of egg laying by the Brown-headed Cowbird and other Icterines. *Canadian Journal of Zoology* 69: 2093–2099.
- Sealy, S. G. 1992. Removal of Yellow Warbler eggs in association with cowbird parasitism. *Condor* 94: 40–54.
- Sealy, S. G. 1996. Evolution of host defenses against brood parasitism: Implications of puncture-ejection by a small passerine. *Auk* 113: 346–355.
- Sealy, S. G. y D. L. Neudorf. 1995. Male Northern Orioles eject cowbird eggs: implications for the evolution of rejection behavior. *Condor* 97: 369–375.
- Sealy, S. G., D. L. Neudorf, K. A. Hobson y S. A. Gill. 1998. Nest defense by potential hosts of the Brown-headed Cowbird: methodological approaches, benefits of defense, and coevolution. En Rothstein, S. I. y S. K. Robinson (eds.). *Parasitic birds and their hosts: studies in coevolution*. Oxford University Press, New York, Estados Unidos de América.
- Sick, H. 1997. *Ornitologia Brasileira*. Nova Fronteira, Rio de Janeiro, Brasil.
- Skutch, A. F. 1989. *Life of the Tanager*. Cornell University Press, New York, Estados Unidos de América.
- Smith, J. N. M., P. Arcese y I. G. McLean. 1984. Age, experience, and enemy recognition by wild Song Sparrows. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 14: 101–106.
- Soler, M. y A. P. Møller. 1990. Duration of sympatry and coevolution between Great Spotted Cuckoo and its Magpie host. *Nature* 343: 748–750.
- Soler, M., J. J. Soler, J. G. Martínez y A. P. Møller. 1995a. Magpie host manipulation by Great Spotted Cuckoos: evidence for an avian mafia? *Evolution* 49: 770–775.
- Soler, J. J., M. Soler, A. P. Møller y J. G. Martínez. 1995b. Does the Great Spotted Cuckoo choose magpie hosts according to their parenting ability? *Behavioural Ecology and Sociobiology* 36: 201–206.
- Soler, J. J., M. Soler, T. Pérez-Contreras, S. Aragón y A. P. Møller. 1999a. Antagonistic antiparasite defenses: nest defense and egg rejection in the Magpie host of Grest Spotted Cuckoo. *Behavioural Ecology* 10: 707–713.
- Soler, J. J., J. G. Martínez, M. Soler y A. P. Møller. 1999b. Rejection behavior of European magpie populations in relation to genetic and geographic variation: an experimental test of rejecter-gene flow. *Evolution* 53: 947–956.

- Strausberger, B. M. y M. V. Ashley. 2003. Breeding biology of brood parasitic cowbirds characterized by parent-offspring and sib-group reconstruction. *Auk* 120: 433–445.
- Tewksbury, J. J., T. E. Martin, S. J. Hejl, M. J. Kuehn y J. W. Jenkins. 2002. Parental care of a cowbird host: caught between the costs of egg-removal and nest predation. *Proceedings of the Royal Society B* 269: 423–429.
- Tuero, D. T., V. D. Fiorini y J. C. Reboreda. 2007. Effects of Shiny Cowbird parasitism on different components of House Wren reproductive success. *Ibis* 149: 521–529.
- Uyehara, J. C. y P. M. Narins. 1995. Nest defense by Willow Flycatchers to brood-parasitic intruders. *Condor* 97: 361–368.
- Wiley, J. W. 1986. Growth of Shiny Cowbirds and chicks. *Wilson Bulletin* 98: 126–131.
- Wiley, J. W. 1988. Host selection by the Shiny Cowbird. *Condor* 90: 289–303.
- Wolf, L. 1987. Host-parasite interactions of Brown-Headed Cowbirds and Dark-Eyed Juncos in Virginia. *Wilson Bulletin* 99: 338–350.
- Woolfenden, B. E., H. L. Gibbs, S. G. Sealy y G. McMaster. 2003. Host use and fecundity of individual female Brown-headed Cowbirds. *Animal Behaviour* 66: 95–106.
- Zahavi, A. 1979. Parasitism and nest predation in parasitic cuckoos. *American Naturalist* 113: 157–159.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall. Inglewood Cliffs. New Jersey, Estados Unidos de América.

CAPÍTULO 7

SUPERVIVENCIA DE NIDOS

RESUMEN

Un parámetro fundamental para explicar el éxito reproductivo de las aves es la tasa de supervivencia de sus nidos. La depredación ha sido identificada como la principal causa de mortalidad de nidos y las características que presenta el sitio seleccionado para nidificar aparece como un factor determinante de la probabilidad de éxito de un nido. En este capítulo se estima la supervivencia de nidos de Cardenal Común en distintos estadios del ciclo de nidificación y se modela la tasa de supervivencia diaria (TSD) de los nidos mediante el uso del programa MARK. Se compararon los efectos relativos de la edad del nido, momento de la temporada reproductiva en que se realizó el intento de nidificación y características físicas del entorno que rodeó al nido, sobre la tasa de supervivencia diaria del nido. La supervivencia estimada para todo el ciclo de nidificación fue de 14% (34% en el estadio de huevos y 39% en el de pichones) y no varió entre años. Las causas de fracaso fueron la depredación (84%), el abandono de nidos (15%) y tormentas de viento y lluvia (1%). La TDS aumentó con la edad del nido (estadio de huevos y pichones) y disminuyó con la fecha de la temporada reproductiva (estadio de huevos pero no el estadio de pichones). Los nidos de cardenal tuvieron una mayor TSD durante el estadio de huevos en los parches aislados de bosque en comparación con el cordón de bosque paralelo al río. Finalmente, la TSD de nidos en estadio de pichones estuvo asociada con una mayor cobertura de vegetación arbórea en los alrededores del nido. Estos resultados aportan información relevante sobre la supervivencia de nidos del cardenal en relación a las características del sitio seleccionado para nidificar y el momento de la temporada reproductiva y colaboran al conocimiento de la supervivencia de nidos de aves en regiones templadas del Neotrópico.

INTRODUCCIÓN

La supervivencia de nidos, definida como la probabilidad de que un nido produzca al menos un volantón, es un parámetro fundamental del éxito reproductivo de las aves (Lack 1954, Ricklefs 1969, Saether y Bakke 2000). La depredación de los huevos y pichones ha sido identificada como la principal causa de mortalidad de nidos en la mayoría de las aves (Ricklefs 1969, Martin 1993a). Las tasas de depredación de nidos son variables entre especies de aves y dependen en gran parte de las características que presenta el sitio seleccionado para nidificar (Marzluff y Balda 1992, Martin 1993a, Martin y col. 2000, Liebezeit y George 2002, Bradley y Marzluff 2003) o del tipo de nido (Lack 1968).

En general, se considera que las tasas de supervivencia de nidos suelen ser menores en especies que construyen sus nidos sobre el suelo y mayores para las que nidifican en sitios más protegidos, como cavidades en árboles o acantilados (Martin y Li 1992, Newton 1998). En el caso de las especies que construyen nidos abiertos sobre arbustos o árboles, como el Cardenal Común, las tasas de supervivencia de nidos se consideran intermedias entre las especies que nidifican en el suelo y las que nidifican en cavidades (Martin y Li 1992, Newton 1998). Para aves paseriformes de Norteamérica que construyen nidos abiertos en árboles y arbustos, Martin y Li (1992) encontraron un éxito reproductivo promedio de aproximadamente 40%. Sin embargo, en aves de regiones tropicales y subtropicales del hemisferio sur, se ha reportado que la proporción de nidos exitosos es menor, principalmente debido a las altas tasas de depredación (Skutch 1985, Sargent 1993, Stutchbury y Morton 2001). En casos extremos (por ejemplo ver Ryder y col. 2008), el éxito reproductivo de algunas aves neotropicales puede ser menor al 10% (Stutchbury y Morton 2001).

La información disponible sobre supervivencia de nidos de aves en regiones templadas del Neotrópico es escasa (a excepción de los trabajos de Lazo y Anabalón 1991, Mermoz y Reboreda 1998, Mezquida y Marone 2001a, Astié y Reboreda 2006, Delhey y col. 2010, De Marsico y Reboreda 2010). En particular sobre la familia Thraupidae, no hay trabajos de supervivencia de nidos en regiones templadas. En *Neothraupis fasciata* (especie hermana del grupo *Paroaria* residente de regiones tropicales del centro de Brasil), Duca (2007) estudió las tasas de supervivencia diaria de los nidos en distintos momentos del ciclo reproductivo.

Es importante contar con más cantidad y variedad de trabajos sobre supervivencia de nidos en bosques templados de Sudamérica, ya que muchos de los

patrones de supervivencia de nidos encontrados para aves tropicales y subtropicales del Neotrópico no necesariamente sean aplicables a las aves de las regiones templadas.

Varios trabajos han tratado de dilucidar la relación que existe entre la supervivencia del nido y las características del ambiente en los alrededores de éste (Martin 1988, Robinson y col. 1995, Donovan y col. 1997, Marzluff y col. 2000). La supervivencia de los nidos podría estar relacionada con variables como las características propias del nido (Martin y Li 1992, Cresswell 1997), el hábitat y la cobertura de vegetación en las inmediaciones del nido (Howlett y Stutchbury 1996, Burhans y col. 2002, Weidinger 2002), su altura (Knutson y col. 2004), la presencia de parásitos (Clayton y col. 1999, Proctor y Owens 2000), su edad y/o el momento de la temporada reproductiva en que se inicia el intento de nidificación (Grant y col. 2005).

En general, la supervivencia de los nidos varía a lo largo de la temporada reproductiva en la mayoría de las especies de aves (Perrins 1970, Daan y col. 1988), debido principalmente a variaciones en las condiciones en el hábitat a lo largo de la temporada reproductiva. Por otro lado, la probabilidad de supervivencia de los nidos disminuye a lo largo del ciclo reproductivo en especies con pichones altriciales (Skutch 1949), debido principalmente a la mayor detectabilidad del nido ante depredadores por la mayor frecuencia en las visitas de los adultos para alimentar a los pichones.

En los últimos años se han desarrollado métodos analíticos que permiten modelar la tasa de supervivencia diaria de los nidos en función de variables categóricas y continuas (Dinsmore y col. 2002, Shaffer 2004, Dinsmore y Dinsmore 2007, Rotella 2007). Estos nuevos métodos, que combinan modelos lineales generalizados con teoría de la información para la selección de modelos, tienen algunas ventajas importantes sobre los métodos clásicos como el de Mayfield (1975) ya que no requieren asumir una tasa de supervivencia diaria constante a lo largo del periodo de observación ni establecer cuándo se produjo el fracaso del nido y que permiten construir y evaluar modelos alternativos incorporando distintas variables explicativas a la vez (Dinsmore y col. 2002, Rotella y col. 2004).

En este capítulo se aplican estos métodos analíticos que modelan la tasa de supervivencia diaria de los nidos a una población de cardenales que reproduce en un bosque nativo de Talaes del noreste de la provincia de Buenos Aires. Banchs y Fraga (1994) reportaron los datos de la biología reproductiva de una población de Cardenal Común en el Chaco Seco argentino, encontrando que el 25% de los nidos ($n = 8$ nidos)

produjo al menos un volantón (utilizando el éxito reproductivo aparente: nidos exitosos / nidos totales).

En los Talaes los cardenales utilizan una amplia variedad de sitios de nidificación que incluyen el interior-borde de cordones de vegetación boscosa que recorren la costa del Río de la Plata y parches aislados de vegetación separados del cordón (ver Área de estudio en Capítulo 2). Chalfoun y col. (2002) y Stephens y col. (2003) indicaron que la fragmentación del hábitat (principalmente refiriéndose al tamaño de las parcelas de bosque) tiene un efecto directo en la supervivencia de los nidos incrementando la presencia de depredadores en los sectores de bosque más disturbados. Dentro del bosque, también utilizan distintas especies arbóreas que difieren en su fenología y morfología. La abundancia de vegetación en los alrededores del nido está relacionada con la probabilidad de éxito de la nidada, principalmente porque protege y oculta los nidos de los depredadores (Martin y Roper 1988, Kelly 1993, Kerns y col. 2010). Los nidos también se pueden encontrar en una posición variable dentro de la copa de los árboles, lo que podría implicar diferencias en el grado de exposición a potenciales depredadores. En el capítulo 1 se detallan los potenciales depredadores (terrestres y aéreos) de nidos del Cardenal Común en estos bosques.

El objetivo general de este capítulo es estimar la supervivencia de los nidos de Cardenal Común en distintos momentos del ciclo reproductivo (estadio de huevos y pichones) y modelar las tasas de supervivencia diaria (TSD) de los nidos en función de las características del sitio seleccionado para nidificar y algunas variables temporales como la edad del nido y el momento de la temporada reproductiva. En este contexto se trabajará sobre cuatro hipótesis: 1) la supervivencia de los nidos es menor en los parches aislados debido a la mayor abundancia de depredadores, 2) los nidos construidos en sectores con menor cobertura de vegetación y ubicados más periféricamente en la copa de los árboles tienen menores tasas de supervivencia debido a la mayor exposición ante depredadores, 3) la supervivencia de los nidos no es constante a lo largo de la temporada reproductiva debido a que las condiciones del hábitat varían durante la temporada reproductiva y 4) la tasa de supervivencia disminuye en etapas tardías del ciclo reproductivo debido a que el mayor número de visitas al nido por la demanda de alimento de los pichones en crecimiento aumenta las probabilidades de detección del nido.

MÉTODOS

Obtención de datos

Se monitorearon 367 nidos que llegaron a iniciar la puesta de huevos durante las temporadas reproductivas 2005-2006 hasta 2007-2008, desde comienzos de octubre hasta fines de febrero (ver Resultados en Capítulo 4). Para cada nido se registró: 1) la fecha de encuentro, 2) la especie arbórea utilizada, 3) el sitio en donde el nido fue ubicado (dentro del cordón de bosque, sobre el borde del cordón o en parches aislados de vegetación boscosa), 4) la altura en metros desde el nido hasta el suelo, 5) la distancia en centímetros desde el nido al borde de la copa del árbol y 6) la cobertura en metros cuadrados de vegetación arbórea en el entorno cercano al nido (15 metros de radio). Se estableció el destino final de cada nido como exitoso, depredado, abandonado y otros (caída del árbol-nido, abandono por parasitismo de *Philornis* o eventos climáticos adversos; ver Búsqueda y monitoreo de nidos en Capítulo 2). En todos los casos se registró la fecha de encuentro del nido, la fecha de puesta del primer huevo (= fecha de inicio), la fecha en que el nido fue visto activo por última vez y la fecha de la última visita al nido (en la que se constató el destino final del nido). La fecha de fracaso de un nido se estimó como la fecha intermedia entre la última visita al nido activo y la primera visita en que se constató el fracaso (Mayfield 1975).

Análisis de datos

El análisis de supervivencia se hizo por separado para los estadios de huevos (puesta e incubación) y pichones. En ambos casos se excluyeron del análisis los nidos que fracasaron por causas fortuitas (como caída del nido o malas condiciones climáticas, $n = 4$) porque podrían oscurecer la interpretación de los resultados y también seis nidos en los que la fecha de encuentro fue también la última vez que el nido fue visto activo (Dinsmore y col. 2002). Para el análisis de la tasa de supervivencia diaria (TSD), los intentos reproductivos sucesivos en un mismo sitio se consideraron como nidos independientes teniendo en cuenta que no hubo una asociación entre el orden del intento reproductivo dentro de un mismo sitio (1°, 2°, 3° o 4° intento reproductivo) y el éxito o fracaso del nido (10/63, 13/61, 18/56 y 4/28 nidos exitosos respectivamente para los primeros, segundos, terceros y cuartos intentos reproductivos dentro de un mismo sitio; prueba de chi-cuadrado; $\chi^2 = 3,61$, $df = 3$, $P = 0,31$).

Para el estadio de huevos se usaron 327 nidos que fueron encontrados antes de la eclosión (86 durante la pre-puesta, 91 durante la puesta y 150 durante la incubación) y

se consideraron exitosos aquellos nidos en los que eclosionó al menos un pichón. El periodo de observación para estimar la supervivencia diaria se estandarizó fijando una duración máxima de 14 días desde la fecha de inicio de la puesta (3 días de puesta más 12 de incubación para el tamaño de puesta modal de 3 huevos, considerando que la incubación en cardenales comienza con la puesta del segundo huevo; ver Resultados en Capítulo 4). Como inicio del periodo de observación se tomó la fecha de puesta del primer huevo cuando los nidos fueron encontrados antes del inicio de la puesta, o la fecha de encuentro del nido en caso contrario. Para el estadio de pichones se usaron 192 nidos que completaron con éxito la incubación (152 encontrados antes de la eclosión del primer huevo y 40 durante el estadio de pichones) y se consideraron exitosos aquellos nidos que produjeron al menos un volantón. En este caso, se estableció como inicio del periodo de observación la fecha de nacimiento del primer pichón cuando los nidos fueron encontrados antes de la eclosión, o la fecha de encuentro cuando los nidos fueron encontrados durante el estadio de pichones. Dado que en la mayoría de los casos los nidos no fueron visitados el mismo día que los pichones abandonaron el nido, se tomó como periodo máximo de supervivencia el tiempo promedio que pasan los pichones en el nido (14 días, ver Resultados en Capítulo 4). Todas las fechas se relativizaron al 1 de octubre, fecha de inicio anterior a la fecha de inicio más temprana registrada para las tres temporadas reproductivas combinadas (5 de octubre).

Las covariables que se incorporaron a los análisis en ambos estadios (huevos y pichones) fueron: 1) especie arbórea en la que se encontró el nido, 2) sitio donde fue ubicado el nido (interior, borde o parche aislado; ver Área de estudio en Capítulo 2), 3) altura del nido, 4) distancia del nido al borde de la copa, 5) cobertura arbórea en el entorno cercano al nido, 6) edad del nido (día 0 = puesta del primer huevo o eclosión del primer pichón), 7) fecha de la temporada reproductiva (día 0 = 1 de Octubre) y 8) temporada reproductiva (año; Tabla 7.1). La edad del nido se incorporó como un único parámetro, definido como el día del ciclo de nidificación en que se encontraba o se encontraría el nido en el primer día de la temporada (*i. e.* fecha relativa de inicio de la puesta/eclosión – fecha relativa del primer día de la temporada). A partir de esta covariable (que tomó valores negativos en casi todos los nidos), se calculó la edad de los nidos para cada día de la temporada usando las funciones del MARK, en lugar de incorporar una covariable individual para cada día (Rotella y col. 2004). Para el análisis en el estadio de huevos se incluyó además si hubo o no parasitismo de cría, mientras que para el análisis en el estadio de pichones se incluyeron como covariables el número

de pichones en el nido y la presencia de larvas del género *Philornis* en alguno de los pichones (Tabla 7.1).

Tabla 7.1. Covariables usadas para analizar el efecto de las características de los nidos, sitio de nidificación, parasitismo de cría, ectoparasitismo, edad del nido, fecha de la temporada y año sobre la tasa de supervivencia diaria de los nidos de Cardenal Común durante el estadio de puesta e incubación (H) y pichones (P). Se indica el tipo de variable y la notación usada para los modelos que incluyen la constante (S_0) y el efecto de la correspondiente covariable.

Covariable	Tipo de variable	Estadio	Notación
Árbol-nido	categórica	H y P	$S_{(\text{árbol})}$
Tipo de sitio	categórica	H y P	$S_{(\text{sitio})}$
Altura	numérica	H y P	$S_{(\text{alt})}$
Distancia al borde de copa	numérica	H y P	$S_{(\text{perif})}$
Cobertura en el entorno	numérica	H y P	$S_{(\text{cob})}$
Edad del nido	numérica	H y P	$S_{(\text{edad})}$
Fecha de la temporada	numérica	H y P	$S_{(\text{fecha})}$
Temporada reproductiva	categórica	H y P	$S_{(\text{año})}$
Parasitismo de cría	categórica	H	$S_{(\text{par})}$
Número de pichones	numérica	P	$S_{(\text{pich})}$
Ectoparásitos	categórica	P	$S_{(\text{ectop})}$

Los análisis se realizaron usando el módulo de supervivencia de nidos del programa MARK 5.1 (White y Burnham 1999) para modelar la tasa de supervivencia diaria (TSD) de los nidos en cada estadio del ciclo en función de las covariables de interés. La relación entre las covariables y la TSD en el día i de observación está dada por la función logística:

$$\frac{\exp(\beta_0 + \sum_j \beta_j x_{ji})}{1 + \exp(\beta_0 + \sum_j \beta_j x_{ji})}$$

donde los x_{ji} ($j = 1, 2, \dots, J$) son valores para J covariables en el día i y los β_j son los coeficientes a ser estimados a partir de los datos (Rotella y col. 2004). Siguiendo la sugerencia de Dinsmore y col. (2002), los modelos se construyeron sin estandarizar las covariables.

Para evaluar el soporte de los distintos modelos se usó un enfoque basado en el criterio de información de Akaike (AIC). El valor AIC de un modelo es un estimador de la pérdida de información al usar dicho modelo como aproximación de la realidad o “verdad” (desconocida, pero existente en teoría) que dio origen al conjunto de datos (Burnham y Anderson 2004). Por lo tanto, cuanto menor es el valor de AIC (menor pérdida de información), mejor es el modelo. El programa MARK provee los valores de AIC corregidos para muestras de pequeño tamaño (AICc) para cada modelo junto con dos parámetros que permiten comparar el soporte relativo de los distintos modelos: la diferencia entre el AIC de cada modelo y el modelo de mayor soporte ($\Delta AICc$) y el peso de Akaike de cada modelo (w_i). Cuanto mayor es el valor $\Delta AICc$, menos plausible es que el modelo sea la mejor aproximación entre los modelos en competencia (Dinsmore y col. 2002, Burnham y Anderson 2002, Burnham y Anderson 2004). Una regla práctica es que los modelos con $\Delta AICc \leq 2,00$ respecto al mejor modelo tienen buen soporte, aquellos en los que $4,00 \leq \Delta AICc \leq 7,00$ tienen considerablemente menos apoyo y los que tienen $\Delta AICc > 10,00$ no tienen soporte de los datos (Burnham y Anderson 2004). El valor w_i de cada modelo es interpretado como la probabilidad de que el modelo i sea el mejor para los datos y es condicional tanto a los datos como al conjunto de modelos elegidos *a priori* (Burnham y Anderson 2004).

La lógica para construir y seleccionar los modelos fue la siguiente: primero se estimó el modelo general que asume tasa de supervivencia diaria constante en el tiempo y entre los nidos ($S_{(t)}$); después se construyeron modelos de TSD constante incorporando de a una covariable por vez (año, variables asociadas al nido y al entorno) y modelos con tasa de supervivencia variable en el tiempo para incorporar el efecto de la edad del nido y la fecha de la temporada (de manera lineal y cuadrática). Los modelos con menor soporte que el modelo nulo fueron descartados como potenciales candidatos. De los modelos restantes se seleccionaron el o los modelos con mayor soporte ($\Delta AICc < 2,00$) para construir modelos aditivos. Cuando dos o más modelos cumplieron este criterio se combinaron las covariables de estos modelos en modelos aditivos. Cuando sólo un modelo cumplió el criterio, se intentó mejorar el ajuste incorporando covariables con algún efecto sobre la tasa de supervivencia de los nidos. Ninguno de los modelos aditivos se construyó usando covariables correlacionadas o covariables que generaron modelos con mayor AICc que el modelo constante.

RESULTADOS

Causas de fracaso de nidos

Se monitorearon 367 nidos que iniciaron la puesta, de los cuales 192 (52%) sobrevivieron al menos hasta el estadio de pichones y 94 (26%) produjeron al menos un volantón. Las principales causas de fracaso fueron la depredación (229 nidos, 84%) y el abandono de nidos (40 nidos, 15%), mientras que sólo cuatro nidos (1%) fueron destruidos luego de tormentas intensas de viento y lluvia. De los nidos abandonados, cuatro (10%) fueron a causa de muerte de los pichones por larvas ectoparásitas del género *Philornis*, tres (7,5%) a causa de parasitismo de cría de *M. bonariensis* y 33 (82,5%) por causas desconocidas. Los abandonos se produjeron en el estadio de puesta (45%, $n = 18$), incubación (45%, $n = 18$) y pichones (10%, $n = 4$).

Supervivencia de nidos en los estadios de puesta e incubación

Se monitorearon 327 nidos en estadio de puesta e incubación durante 2472 días de exposición a lo largo de las temporadas reproductivas 2005-2006, 2006-2007 y 2007-2008 (duración promedio del periodo de observación por temporada: 133 días). Sólo 152 nidos (47%) sobrevivieron hasta completar el periodo de incubación, 137 (42%) fueron depredados y 38 (11%) abandonados. La TSD durante la puesta e incubación no estuvo relacionada con el año, altura del nido, ni distancia al borde de la copa (Tabla 7.2). Los modelos que incluyeron estas covariables tuvieron menos soporte (mayor AICc) que el modelo constante $S_{(.)}$. Los modelos que variaron la TSD de manera lineal o cuadrática a lo largo de la temporada reproductiva (fecha de temporada y edad del nido) tuvieron un valor de AICc menor que el modelo constante $S_{(.)}$. La edad del nido se ajustó mejor al modelo de manera lineal, mientras que la fecha de la temporada lo hizo de manera cuadrática. Los modelos que tuvieron como covariables la especie de árbol-nido, el sitio donde fue ubicado el nido y la cobertura arbórea en el entorno cercano al nido también tuvieron menor valor de AICc que el modelo constante (Tabla 7.2), pero sólo el sitio donde fue ubicado el nido, la fecha de la temporada y la edad del nido tuvieron buen soporte de los datos ($\Delta AICc < 2,00$). La incorporación de estas covariables a un único modelo mejoró sustancialmente el ajuste del mismo (Tabla 7.2). El modelo más parsimonioso tuvo como covariables la edad del nido (lineal), la fecha de la temporada (cuadrática) y el sitio de nidificación donde fue ubicado el nido (MARK: $S_{(.)} + S_{(edad)} + S_{(fecha \times fecha)} + S_{(sitio)}$, $w = 0,986$). Los modelos restantes prácticamente no tuvieron soporte ($\Delta AICc > 8,7$, Tabla 7.2).

Tabla 7.2. Selección de modelos de supervivencia de nidos de Cardenal Común durante el estadio de puesta e incubación en las temporadas reproductivas 2005-2006, 2006-2007 y 2007-2008. K es el número de parámetros del modelo, AICc es el criterio de información de Akaike corregido para tamaños muestrales pequeños, $\Delta AICc$ es la diferencia entre el AICc de cada modelo y el del modelo con mayor soporte y w es el peso de Akaike para cada modelo. $S_{(.)}$ representa el modelo general que asume una TSD constante entre nidos y a lo largo del tiempo. S(fechaxfecha) representa el modelo en el que la TSD varía de manera cuadrática a lo largo del tiempo y S(edad) es el modelo en el que la TSD tienen una relación lineal con la edad del nido.

Modelo	K	AICc	$\Delta AICc$	w
S (fechaxfecha + edad + sitio)	5	1112,98	0,00	0,986
S (fechaxfecha + edad)	3	1121,69	8,71	0,012
S (sitio)	3	1129,44	16,46	0,000
S (fechaxfecha)	2	1132,24	19,26	0,000
S (edad)	2	1132,79	19,81	0,000
S (árbol)	3	1139,82	26,83	0,000
S (cob)	2	1140,47	27,49	0,000
S (.)	1	1140,50	27,52	0,000
S (par)	2	1142,09	29,11	0,000
S (alt)	2	1142,31	29,33	0,000
S (perif)	2	1142,39	29,41	0,000
S (año)	3	1144,15	31,17	0,000

En el modelo con mayor soporte, la fecha de inicio del intento de nidificación tuvo una pendiente negativa (Tabla 7.3), indicando que la TSD disminuye a lo largo de la temporada (Fig. 7.1). En cambio, la edad del nido mostró una pendiente positiva, indicando que la TSD aumenta cuando está más avanzada la incubación (Fig. 7.1). También en este modelo, el sitio donde fue construido el nido tuvo influencia significativa en la supervivencia (Tabla 7.2). De acuerdo con este modelo, un nido temprano en la temporada reproductiva (5 de octubre) que se encuentre próximo a la eclosión (décimo día de incubación) y localizado sobre parches aislados de bosques de Tala, tendría una TSD durante el estadio de huevos de 0,98; esta tasa acumulada a lo largo del periodo de puesta e incubación (14 días) da una probabilidad de supervivencia hasta la fecha de eclosión del 75,4% (Fig. 7.1). Un nido intermedio en la temporada reproductiva (5 de noviembre), en el sexto día de incubación y ubicado en el centro del cordón boscoso, tendría una TSD durante el estadio de huevos de 0,93 y un acumulado

de 34,4% (Fig. 7.1). En cambio, un nido más tardío en la temporada reproductiva (5 de diciembre), de temprana edad (segundo día de incubación) y ubicado sobre el borde del cordón boscoso, tendría una TSD durante el estadio de huevos de 0,61 y muy pocas oportunidades de sobrevivir en el periodo completo de puesta/incubación (acumulado de 0,1%; Fig. 7.1).

Tabla 7.3. Coeficientes beta (± 1 E.E.) e intervalos de confianza del 95% (IC) estimados para los parámetros del modelo de supervivencia de nidos de Cardenal Común con mayor soporte de los datos durante el estadio de puesta e incubación.

Modelo	Parámetro	Coeficiente (β)	95% IC	
			Inferior	Superior
S (fecha x fecha + edad + sitio)	Constante (β_0)	3,1618 \pm 0,248	2,675	3,6491
	Fecha (cuadrática)	-0,0005 \pm 0,0001	-0,001	-0,0002
	Edad (lineal)	0,0619 \pm 0,0194	0,023	0,100
	Sitio (borde)	-0,7332 \pm 0,222	-1,168	-0,298
	Sitio (centro)	-0,4354 \pm 0,295	-1,015	0,144

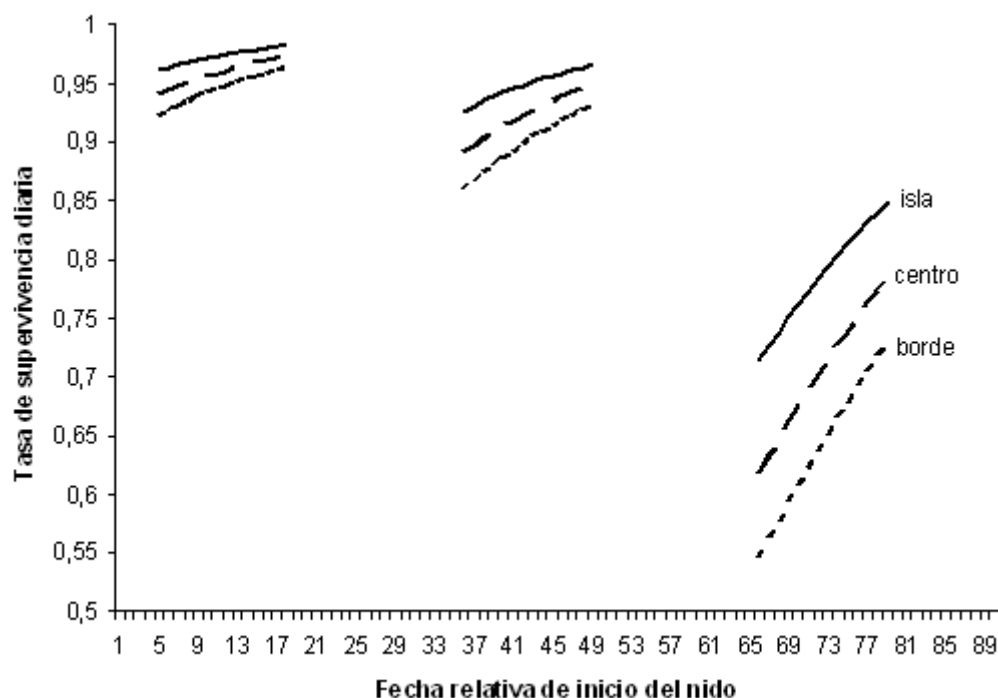


Figura 7.1: Tasa de supervivencia diaria (TSD) de los nidos de Cardenal Común durante los estadios de puesta e incubación en función de la fecha de la temporada en que fue iniciado el nido (función cuadrática), la edad del nido dentro de los 14 días que dura el periodo de puesta/incubación (función lineal) y el sitio donde fue ubicado el nido dentro bosque (centro/borde del cordón o parche aislado). El día cero de la temporada reproductiva corresponde al 1 de Octubre. Cada curva indica los valores de la TSD a lo largo de los 14 días de los estadios de puesta e incubación.

Efecto de la depredación sobre la supervivencia de nidos en los estadios de puesta e incubación

Para evaluar el efecto de la depredación sobre la supervivencia de los nidos durante los estadios de puesta e incubación se modelaron las tasas de supervivencia diaria de los nidos considerando sólo aquellos nidos que fracasaron debido a depredación ($n = 290$). En este nuevo análisis, el modelo más parsimonioso tuvo como covariables la edad del nido, la fecha de la temporada y el sitio (MARK: $S_{(.)} + S_{(edad)} + S_{(fecha \times fecha)} + S_{(sitio)}$, $w = 0,929$; Tabla 7.4). Las covariables que aportaron al mejor modelo fueron las mismas que para el modelo que incluía a los nidos abandonados (Tabla 7.5). Los modelos que incorporaron como covariables el año, altura del nido,

distancia al borde de la copa, la especie arbórea y la cobertura arbórea en el entorno no tuvieron efecto sobre la probabilidad de depredación de los nidos ($AICc >$ que el modelo constante), por lo que no se presentan en los resultados. Según el modelo seleccionado, la TSD de los nidos durante el estadio de huevos (considerando a la depredación como única causa de fracaso) sería de 0,94. A su vez, la probabilidad de supervivencia a lo largo del periodo de puesta e incubación fue del 0,41 (el 41% de los nidos sobrevivieron hasta la eclosión de los pichones).

Tabla 7.4. Selección de modelos de supervivencia de nidos de Cardenal Común durante el estadio de puesta e incubación en las temporadas reproductivas 2005-2006, 2006-2007 y 2007-2008 considerando sólo los nidos depredados. K es el número de parámetros del modelo, $AICc$ es el criterio de información de Akaike corregido para tamaños muestrales pequeños, $\Delta AICc$ es la diferencia entre el $AICc$ de cada modelo y el del modelo con mayor soporte y w es el peso de Akaike para cada modelo. $S_{(.)}$ representa el modelo general que asume una TSD constante entre nidos y a lo largo del tiempo. $S(fechaxfecha)$ representa el modelo en el que la TSD varía de manera cuadrática a lo largo del tiempo y $S(edad)$ es el modelo en el que la TSD tienen una relación lineal con la edad del nido.

Modelo	K	$AICc$	$\Delta AICc$	w
S (fechaxfecha + edad + sitio)	5	904,40	0,00	0,929
S (fechaxfecha + edad)	3	909,69	5,28	0,066
S (edad)	2	917,73	13,33	0,001
S (sitio)	3	918,31	13,90	0,001
S (fechaxfecha)	2	919,62	15,22	0,000
S (.)	1	924,82	20,42	0,000

Tabla 7.5. Coeficientes beta (± 1 E.E.) e intervalos de confianza del 95% (IC) estimados para los parámetros del modelo de supervivencia de nidos de Cardenal Común con mayor soporte de los datos durante el estadio de puesta e incubación considerando sólo los nidos fallados por depredación.

Modelo	Parámetro	Coeficiente (β)	95% IC	
			Inferior	Superior
S (fechaxfecha + edad + sitio)	Constante (β_0)	3,1946 \pm 0,266	2,672	3,717
	Edad (lineal)	0,0699 \pm 0,0222	0,026	0,113
	Fecha (cuadrática)	-0,0005 \pm 0,0001	-0,001	-0,0002
	Sitio (centro)	-0,2635 \pm 0,326	-0,902	0,375
	Sitio (borde)	-0,6535 \pm 0,235	-1,114	-0,192

Supervivencia de nidos en el estadio de pichones

Los nidos que llegaron al estadio de pichones ($n = 192$) fueron monitoreados durante 1565 días de exposición a lo largo de la temporada reproductiva (periodo promedio de observación en cada temporada = 129 días). De esos nidos, 94 (49%) produjeron al menos un volantón, 93 (48%) fueron depredados, cuatro (2%) fueron abandonados como consecuencia de parasitismo de larvas del género *Philornis* y un nido (< 1%) falló por condiciones climáticas adversas.

El modelo general $S_{(.)}$ tuvo mayor soporte (< AICc) que los modelos que incorporaron como covariables la presencia de *Philornis*, la altura del nido, el año, el sitio donde se ubicó el nido, la distancia al borde de la copa y la especie de árbol-nido (Tabla 7.6). El modelo de tasa de supervivencia diaria variable en el tiempo a lo largo del periodo de observación (Fecha) tampoco tuvo mayor sustento que el modelo constante (Tabla 7.6). Las covariables con efecto sobre la supervivencia de los nidos fueron cobertura arbórea en los alrededores del nido, edad del nido (con función cuadrática) y el número de pichones en el nido, los modelos incorporando estas variables tuvieron mayores valores AICc que el modelo general (Tabla 7.6). El modelo más parsimonioso fue el que incorporó la edad del nido (cuadrática) y la cobertura arbórea en el entorno (MARK: $S_{(.)} + S_{(edad^2)} + S_{(sitio)}$, $w = 0,99$). La combinación del efecto del número de pichones en el nido sobre el mejor modelo (edad del nido y cobertura arbórea en el entorno) tuvo menor soporte y aumentó el número de parámetros a ser estimados, por lo cual fue excluido de la selección.

Tabla 7.6. Selección de modelos de supervivencia de nidos de Cardenal Común durante el estadio de pichones en las temporadas reproductivas 2005-2006, 2006-2007 y 2007-2008. K es el número de parámetros del modelo, AICc es el criterio de información de Akaike corregido para tamaños muestrales pequeños, $\Delta AICc$ es la diferencia entre el AICc de cada modelo y el del modelo con mayor soporte y w es el peso de Akaike para cada modelo. S(.) representa el modelo general que asume una TSD constante entre nidos y a lo largo del tiempo. S(fecha) representa el modelo en el que la TSD varía de manera lineal a lo largo del tiempo y S(edad²) es el modelo en el que la TSD tienen una relación cuadrática con la edad del nido.

Modelo	K	AICc	$\Delta AICc$	w
S (edad ² + cob)	3	568,58	0,000	0,99
S (edad ²)	2	582,09	13,51	0,001
S (pich)	2	585,15	16,56	0,000
S (.)	1	586,18	17,6	0,000
S (fecha)	2	586,42	17,83	0,000
S (perif)	2	586,56	17,98	0,000
S (alt)	2	587,92	19,34	0,000
S (ectop)	2	588,06	19,48	0,000
S (árbol)	3	588,18	19,6	0,000
S (sitio)	3	588,64	20,06	0,000
S (año)	3	589,87	21,28	0,000

En el modelo con mayor soporte, la edad del nido mostró una pendiente positiva, indicando que la TSD aumenta cuando los pichones se acercan a la edad de abandonar el nido (Fig. 7.7). También en este modelo, la cobertura arbórea en el entorno cercano al nido mostró una pendiente positiva, indicando que a medida que aumenta la cobertura de vegetación arbórea en los alrededores del nido aumenta la TSD (Fig. 7.7). De esta forma, un nido con pichones de 12 días (edad tardía) con una cobertura arbórea a su alrededor de 75% tendría una TSD durante el estadio de pichones de 0,97 y un acumulado para los 14 días que dura el estadio de pichones de 67,8%. Un nido con pichones de siete días (edad intermedia) con una cobertura arbórea de 45% tendría una TSD de 0,94 y un acumulado de 41,8%. Finalmente, un nido con pichones de dos días (edad temprana) con una cobertura arbórea de 15% tendría una TSD de 0,88 y un acumulado de 16,4% (Fig. 7.2).

Tabla 7.7. Coeficientes beta (± 1 E.E.) e intervalos de confianza del 95% (IC) estimados para los parámetros del modelo de supervivencia de nidos de Cardenal Común con mayor soporte de los datos durante el estadio de pichones.

Modelo	Parámetro	Coeficiente (β)	95% IC	
			Inferior	Superior
S (edad + edad + cob)	Constante (β_0)	1,6212 \pm 0,249	1,133	2,109
	Edad (cuadrática)	0,0012 \pm 0,0001	-0,328	0,002
	Cobertura	0,0236 \pm 0,006	0,012	0,036

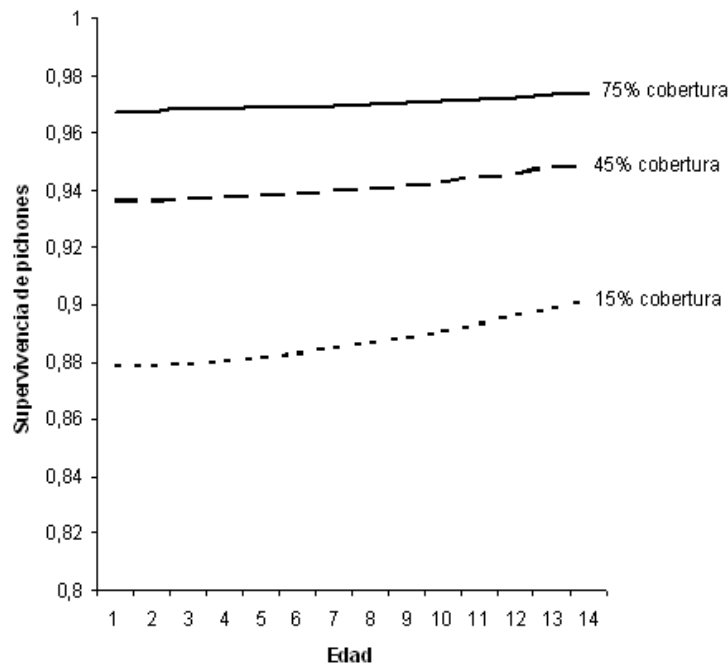


Figura 7.2. Tasa de supervivencia diaria (TSD) de los nidos de Cardenal Común durante el estadio de pichones en función de la edad del nido (función cuadrática) y la cobertura de vegetación arbórea en el entorno cercano al nido.

DISCUSIÓN

Los resultados de este capítulo muestran que las variaciones en la probabilidad de supervivencia diaria de nidos de cardenal son explicadas por algunos factores (edad del nido, momento de la temporada, sitio de nidificación y cobertura arbórea en el entorno al nido) que actúan independientemente. En ambos análisis (estadios de puesta e incubación y de pichones), la edad del nido tuvo una influencia significativa en la probabilidad de supervivencia de la nidada. La fecha de la temporada y el sitio en donde

fue construido el nido sólo influenciaron significativamente en estadio de huevos, mientras que la cobertura arbórea en el entorno cercano al nido afectó sólo al estadio de pichones. De forma general y de acuerdo con el estimador de MARK, la probabilidad de supervivencia de un nido de cardenal en el periodo reproductivo completo fue de 14% (35% en puesta/incubación y 39% en estadio de pichones). Este valor de supervivencia de nidos es levemente inferior al 22% reportado por Duca (2007) para *Neothraupis fasciata* (especie hermana del grupo *Paroaria*) en bosques tropicales de Brasil (43% en estadio de puesta/incubación y 57% en estadio de pichones).

Esta tasa de éxito encontrada en cardenales es baja si la comparamos con el promedio de éxito reproductivo de aves neárticas que construyen nidos abiertos (~50%, Martin 1993b), regiones húmedas tropicales (~35%, Skutch 1985; 31%, Robinson y col. 2000), o regiones semi-húmedas tropicales (~25%, Alves-Borges y Marini 2010). Sin embargo, es similar o levemente inferior a los encontrados en zonas arbustivas de regiones templadas en el centro de Chile (~18%, Lazo y Anabalón 1991), monte central seco de Argentina (~20%, Mezquida y Marone 2001a; ~15%, Astié y Reboreda 2006) o centro-este de Argentina (~14%, Mermoz y Reboreda 1998; ~20%, Delhey y col. 2010; ~16%, De Marsico y Reboreda 2010).

Edad del nido

La edad del nido tuvo un efecto significativo sobre la supervivencia de nidos a lo largo de todo el ciclo reproductivo, indicando que la probabilidad de supervivencia aumenta con la edad del nido (Figs. 7.1 y 7.2). En especies de aves con pichones altriciales, en general se espera que la probabilidad de supervivencia de los nidos disminuya a lo largo del ciclo reproductivo, debido principalmente a la mayor detectabilidad del nido ante depredadores por la mayor frecuencia en las visitas de los adultos para alimentar a los pichones (Skutch 1949). Muchos autores han encontrado este patrón (Briskie y col. 1999, Martin y col. 2000, Davis 2005, Grant y col. 2005, Lloyd y Martin 2005). Sin embargo, Ryder y col. (2008) propusieron que si bien es cierto que los adultos visitan más frecuentemente el nido durante el estadio de pichones, tanto adultos como pichones en especies altriciales se comportarían de manera silenciosa durante la entrega de alimento y no se vería así afectada la detección del nido por parte de depredadores. Los resultados de este capítulo indicaron que los nidos de edad avanzada tuvieron mayor probabilidad de supervivencia que los nidos de edad temprana. Las posibles explicaciones (no excluyentes) para este patrón serían: 1) los

nidos más vulnerables (aquellos nidos menos ocultos, localizados sobre sectores del bosque que no son óptimos, o cuyos progenitores no tengan experiencia en la reproducción) fallaron en una etapa temprana, principalmente debido a depredación y por esa razón la supervivencia se incrementa con la edad del nido o, 2) a medida que avanza el ciclo de nidificación cada pareja tiene invertido mayor esfuerzo en el cuidado de la nidada y en consecuencia aumentarían la vigilancia del nido (Montgomerie y Weatherhead 1988). Consistentemente con la segunda hipótesis, cuando se presentaron modelos taxidermizados en las proximidades del nido (una especie parásita, otra depredadora y otra como control; ver Resultados en Capítulo 6), los cardenales defendieron el nido más intensamente frente a la especie depredadora durante el estadio de pichones que durante el de incubación, y durante el estadio de incubación que durante el de puesta de huevos. Sin embargo, esta última hipótesis solo podría funcionar con depredadores que efectivamente son ahuyentados con la defensa activa del nido de los cardenales (i.e., algunos depredadores aéreos como el Pirincho, Chinchero, Benteveo o Chimango). Estas dos situaciones (pérdida temprana de nidos vulnerables y nidos avanzados con mayor vigilancia y defensa del nido) podrían explicar por qué los nidos de mayor edad tienen menor probabilidad de fracaso que los nidos que recién se inician.

Momento de la temporada

La fecha de la temporada reproductiva tuvo un efecto significativo sobre la supervivencia de los nidos sólo durante el estadio de puesta/incubación, indicando que los nidos más tempranos (octubre/noviembre) tienen menor probabilidad de fracaso que los nidos más tardíos (diciembre/enero). El éxito reproductivo generalmente disminuye a lo largo de la temporada reproductiva en la mayoría de las especies de aves (Perrins 1970, Daan y col. 1988). Nuestros resultados son consistentes con numerosos trabajos que también han encontrado este tipo de variación estacional sobre paseriformes (Nolan 1978, Zimmerman 1984, Hochachka 1990, Schaub y col. 1992, Jehle y col. 2004, Nur y col. 2004, Moreno y col. 2005, pero ver Burhans y col. 2002). Por un lado, estas variaciones podrían deberse a una mayor concentración de depredadores de huevos hacia el final de la temporada. Por otro lado, estas variaciones podrían ser consecuencia de cambios temporales en el ambiente o de diferencias en la calidad de los reproductores tempranos y tardíos, o una combinación de ambos (Hochachka 1990, Hatchwell 1991, Ens y col. 1992, Nilsson 1994, Verhulst y col. 1995). La disminución

en la supervivencia de los nidos hacia el final de la temporada no estaría asociada en este estudio a una disminución en la disponibilidad de alimento, ya que los pichones alcanzaron mayor masa corporal hacia el final de la temporada (ver Resultados en Capítulo 4) y la supervivencia de los pichones no estuvo influenciada por el momento de la temporada.

Otra posible explicación podría ser las diferencias en la calidad de los reproductores tempranos o tardíos. Algunas parejas tempranas que logran criar con éxito a las dos primeras camadas dejaron de reproducirse aproximadamente en la mitad de la temporada reproductiva, permaneciendo dentro del territorio con los juveniles de la última camada hasta el final de la temporada (ver Resultados en Capítulo 4). Por otro lado, otras parejas con varios intentos fallidos en el inicio de la temporada frecuentemente siguieron realizando nuevos intentos fallidos hasta el final de la temporada (ver Resultados en Capítulo 4). Witkander y col. (2001) propusieron que las parejas que fallan en los primeros intentos reproductivos tienden a fallar en los siguientes intentos. Entonces, la disminución en la supervivencia de los nidos hacia el final de la temporada podría deberse a que algunas parejas exitosas dejan de reproducirse tempranamente mientras otras siguen realizando intentos fallidos hasta el final de la temporada.

Sitio de nidificación

El sitio en donde fue construido el nido tuvo un efecto significativo sobre la probabilidad de supervivencia de la nidada sólo en el estadio de huevos. En comparación, los nidos ubicados en el borde y centro del cordón tuvieron una supervivencia menor que los nidos construidos sobre parches aislados alejados del cordón boscoso. Chalfoun y col. (2002) y Stephens y col. (2003) hicieron una revisión sobre el efecto de la fragmentación del hábitat a diferentes escalas de análisis en el éxito reproductivo de las aves. Ambas revisiones coinciden en que, en general, los depredadores muestran una respuesta positiva a la fragmentación del hábitat (incrementándose la abundancia, actividad, o riqueza de especies depredadoras). En este sitio de estudio en particular, los sectores del bosque con mayor fragmentación son sin duda los parches aislados, pero contrariamente a lo que proponen estas revisiones, los resultados mostraron que en estos sitios se encontró la mayor supervivencia de nidos. Sin embargo, se debe considerar que los parches de bosque estudiados se encontraron relativamente cerca del cordón boscoso paralelo al río (0,2-2 km) y que en los parches

de bosque más continentales (más de 5 km) no se encontraron poblaciones nidificando (L. Segura, datos no presentados).

Las mayores supervivencias en los parches podrían explicarse por el tipo de depredadores en cada sitio de nidificación. Es probable que la menor supervivencia dentro y sobre el borde del cordón se deba a que es mayor la abundancia de depredadores de huevos terrestres que utilizan el cordón como medio de dispersión (i.e., roedores, hurones, comadrejas, serpientes arborícolas, etc.). Para este tipo de depredadores, las áreas abiertas de pastizal que separan al cordón boscoso de los parches aislados podrían significar una barrera en la dispersión, provocando una disminución en las tasas de depredación en los parches aislados. Contrariamente, los depredadores de huevos aéreos (i.e., pirinchos, chincheros, benteveos, chimangos, etc.) dispersan con facilidad a través del cordón boscoso como así también entre los parches aislados de bosque. Sin embargo, la defensa activa del nido de los cardenales podría resultar efectiva frente muchos de estos depredadores aéreos (ver Resultados en Capítulo 6) y esto provocaría una disminución de las tasas de depredación en los parches aislados.

Cobertura en el entorno

La cobertura de vegetación arbórea presente en los alrededores del nido tuvo un efecto significativo sobre la supervivencia de los nidos en estadio de pichones. Los nidos ubicados en sectores del bosque con mayor cobertura de vegetación en el entorno tuvieron mayor probabilidad de sobrevivir que los nidos con poca cobertura. Aunque durante el estadio de huevos la cobertura de vegetación no aportó de manera significativa al mejor modelo, el incremento en la cobertura estuvo positivamente asociada con el incremento en la supervivencia ($\beta_{\text{tiempo}} = 0.006 \pm 0.002$). Numerosos trabajos sugieren también este patrón (Murphy 1983, Martin y Roper 1988, Alonso y col. 1991, Martin 1992, 1995, Kelly 1993, Howlett y Stutchbury 1996, Liebezeit y George 2002, Winter y col. 2005, Rangel-Salazar 2008, Kerns y col. 2010), indicando fundamentalmente que la mayor cobertura oculta y protege a los nidos frente a depredadores. La mayor cobertura de vegetación y el consecuente ocultamiento del nido reducen la detección visual de los depredadores aéreos, brindando mayores obstáculos en la búsqueda del nido (Kelly 1993). Una mayor cobertura también podría disminuir la detección del nido por parte de depredadores terrestres, afectando sus capacidades

auditivas, olfativas y visuales (Martin 1993a), o afectando directamente las capacidades motoras para acceder al nido (Martin y Li 1992).

Relación entre la selección del sitio de nidificación y la supervivencia del nido

En los resultados del Capítulo 3 se puede observar que los cardenales seleccionaron positivamente a los Talas en comparación con lo disponible en el ambiente. Aunque no significativo, la especie arbórea utilizada para nidificar tuvo cierto efecto sobre la supervivencia de los nidos en estadio de huevos, ya que tuvo un menor valor de AICc que el modelo nulo. La tasa de supervivencia diaria de los nidos ubicados en Talas resultó menor que en Coronillos (Tala: $0,9201 \pm 0,007$; Coronillo: $0,9442 \pm 0,008$), acumulando respectivamente una supervivencia de 31% y 44% para los 14 días de exposición en estadio de huevos. Llamativamente, los cardenales no seleccionaron una especie arbórea que les brinde una mayor supervivencia. Algunos trabajos han encontrado resultados similares (Mezquida y Marone 2001a, b; Misenhelter y Rotenberry 2000), indicando que los sitios seleccionados no fueron justamente los de menor depredación. Mezquida y Marone (2001a, b) indicaron que diferentes especies de aves de bosques secos de Argentina nidificaron selectivamente sobre algunas especies arbóreas, pero la menor tasa de depredación se observó sobre otra especie poco utilizada para la nidificación. Los autores concluyeron que la selectividad por los árboles-nido puede estar más relacionada con las características estructurales de la planta en relación con la construcción del nido que con la disminución de la tasa de depredación. En el mismo sentido, Misenhelter y Rotenberry (2000) encontraron que *Amphispiza belli* prefirió instalarse en las zonas en las que sus nidos fueron menos exitosos. Entonces, bajo algunas circunstancias particulares, el atractivo de hábitat mantendría una relación inversa con el éxito del nido.

Por otro lado, los cardenales seleccionaron para nidificar sectores del bosque con mayor cobertura de vegetación en el entorno en relación a lo disponible en el ambiente. Para muchos autores la selección de un sitio de nidificación en particular debería estar relacionada con una disminución en las tasas de depredación (ver Martin y Li 1992). Cuando la depredación es el factor dominante que afecta la supervivencia de los nidos, también debería existir una fuerte selección hacia aquellas aves que ubican sus nidos en los sitios menos vulnerables (Martin y Li 1992). Los resultados de esta sección apoyan este tipo de selección, ya que los cardenales tuvieron mejores tasas de supervivencia en estos sectores del bosque con mayor cobertura de vegetación.

Con estos resultados, no es posible concluir integralmente que los cardenales seleccionan sitios de nidificación que maximicen su éxito reproductivo (ya que seleccionan al Tala en lugar del Coronillo) o que lo disminuyan (ya que seleccionan sitios con mayor cobertura de vegetación). Entonces, la supervivencia de estos nidos dependerá de la contribución relativa de cada una de las características presentes en el sitio seleccionado para nidificar.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alonso, J. A., J. C. Alonso, R. Muñoz-Pulido y L. M. Bautista. 1991. Nest-site selection and nesting success in the Azure-winged Magpies *Cyanopica cyana* in central Spain. *Bird Study* 38: 45–51.
- Alves-Borges, F. J. y M. A. Marini. 2010. Birds nesting survival in disturbed and protected Neotropical savannas. *Biodiversity and Conservation* 19: 223–236.
- Astié, A. A. y J. C. Rebores. 2006. Costs of egg punctures and Shiny Cowbird parasitism on Creamy-bellied Thrush reproductive success. *Auk* 123: 23–32.
- Banchs, R. A. y R. M. Fraga. 1994. Supervivencia de nidos del Cardenal de Cresta Roja (*Paroaria coronata*) en ambientes modificados del chaco argentino. *Vida Silvestre Neotropical* 3: 91–95.
- Bradley, J. E. y J. M. Marzluff. 2003. Rodents as nest predators: Influences on predatory behavior and consequences to nesting birds. *Auk* 120: 1180–1187.
- Briskie, J. V., P. R. Martin y T. E. Martin. 1999. Nest predation and the evolution of nestling begging calls. *Proceedings of the Royal Society B* 266: 2153–2159.
- Burnham, K. P. y D. R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer-Verlag, Nueva York, Estados Unidos de América.
- Burnham, K. P. y D. R. Anderson. 2004. Multimodel inference. Understanding AIC and BIC in Model Selection. *Sociological Methods and Research* 33: 261–304.

- Burhans, D. E., D. Dearborn, F. R. Thompson III y J. Faaborg. 2002. Factors affecting predation at songbird nests in old fields. *Journal of Wildlife Management* 66: 240–249.
- Chalfoun, A. D., M. J. Ratnaswamy y F. R. Thompson III. 2002. Songbird nest predators in forest-pasture and forest interior in a fragmented landscape. *Ecological Applications* 12: 858–867.
- Clayton, D. H., R. D. Gregory y R. D. Price. 1999. Comparative ecology of Neotropical bird lice (Insecta, Phthiraptera). *Journal of Animal Ecology* 61: 781–795.
- Cresswell, W. 1997. Nest predation: the relative effects of nest characteristics, clutch size and parental behaviour. *Animal Behaviour* 53: 93–103.
- Daan, S., C. Dijkstra, R. Drent y T. Meijer. 1988. Food supply and the annual timing of avian reproduction. En Ouellet, H. (ed.). *Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologici*. National Museum of Natural Sciences. Ontario, Canadá.
- Davis, S. K. 2005. Nest-site selection patterns and the influence of vegetation on nest survival of mixed-grass prairie passerines. *Condor* 107: 605–616.
- Delhey, K., M. Carrizo, L. C. Verniere, B. Mahler y A. Peters. 2010. Seasonal variation in reproductive output of a Neotropical temperate suboscine, the Firewood-gatherer (*Anumbius annumbi*). *Auk* 127: 222–231.
- De Mársico, M. C. y J. C. Reboreda. 2010. Brood parasitism increases mortality of Bay-winged Cowbird nests. *Condor* 112: 407–417.
- Dinsmore, S. J. y J. J. Dinsmore. 2007. Modeling avian nest survival in program MARK. *Studies in Avian Biology* 34: 73–83.
- Dinsmore, S. J., G. C. White y F. L. Knopf. 2002. Advanced techniques for modeling avian nest survival. *Ecology* 83: 3476–3488.
- Donovan, T. M., P. W. Jones, E. M. Annand y F. R. Thompson. 1997. Variation in local-scale edge effects: mechanisms and landscape context. *Ecology* 78: 2064–2075.
- Duca, C. 2007. Biologia e conservação de *Neothraupis fasciata* (Aves: Thraupidae) no Cerrado do Brasil Central. Tesis de Doctorado. Universidade de Brasília, Brasil.

- Ens, B. J., M. Kersten, A. Brenninkmeijer y J. B. Hulscher. 1992. Territory quality, parental effort and reproductive success of Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). *Journal of Animal Ecology* 61: 703–716.
- Grant, T. A., T. L. Shaffer, E. M. Madden y P. J. Pietz. 2005. Time-specific variation in passerine nest survival: new insights into old questions. *Auk* 122: 661–672.
- Hatchwell, B. J. 1991. An experimental study of the effects of timing of breeding on the reproductive success of Common Guillemots (*Uria aalge*). *Journal of Animal Ecology* 60: 721–736.
- Hochachka, W. 1990. Seasonal decline in reproductive performance of Song Sparrows. *Ecology* 71: 1279–1288.
- Howlett, J. S. y B. J. Stutchbury. 1996. Nest concealment and predation in hooded warblers: experimental removal nest cover. *Auk* 113: 1–9.
- Jehle, G., A. A. Yackel-Adams, J. A. Savidge y S. K. Skagen. 2004. Nest survival estimation: a review of alternatives to the Mayfield estimator. *Condor* 106: 472–484.
- Kerns, C. K., M. R. Ryan, R. K. Murphy, F. R. Thompson y C. S. Rubin. 2010. Factors affecting songbird nest survival in northern mixed-grass prairie. *Journal of Wildlife Management* 74: 257–264.
- Kelly, J. P. 1993. The effect of nest predation on habitat selection by Dusky Flycatchers in limber pine-juniper woodland. *Condor* 95: 83–93.
- Knutson, M. G., G. J. Niemi, W. E. Newton y M. A. Friberg. 2004. Avian nest success in Midwestern forests fragmented by agriculture. *Condor* 106: 116–130.
- Lack, D. L. 1954. *The natural regulation of animal numbers*. Clarendon Press, Oxford, Inglaterra.
- Lack, D. L. 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen y Co., Ltd., Londres, Inglaterra.
- Lazo, I. y J. Anabalón. 1991. Nesting of the Common Diuca finch in the central Chilean scrub. *Wilson Bulletin* 103: 143–146.
- Liebezeit, J. R. y T. L. George. 2002. Nest predators, nest-site selection and nesting success of the Dusky Flycatcher in a managed ponderosa pine forest. *Condor* 104: 507–517.

- Lloyd, J. D. y T. E. Martin. 2005. Reproductive success of Chestnut-collared Longspurs in native and exotic grassland. *Condor* 107: 363–374.
- Martin, T. E. 1988. Habitat and area effects on forest bird assemblages. Is nest predation an influence? *Ecology* 69: 74–84.
- Martin, T. E. 1992. Breeding productivity considerations: what are the appropriate features for habitat management? En Hagan, J. M. I. y D. W. Johnston (eds.). *Ecology and conservation of neotropical migrant landbirds*. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C., Estados Unidos de América.
- Martin, T. E. 1993a. Nest predation, nest sites and birds: new perspectives on old patterns. *BioScience* 43: 523–532.
- Martin, T. E. 1993b. Nest predation among vegetation layers and habitat types: revising the dogmas. *American Naturalist* 141: 897–913.
- Martin, T. E. 1995. Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation and food. *Ecological Monographs* 65: 101–127.
- Martin, T. E. y J. J. Roper. 1988. Nest predation and nest-site selection of a western population of the Hermit Thrush. *Condor* 90: 51–57.
- Martin, T. E. y P. Li. 1992. Life history traits of open vs. cavity-nesting birds. *Ecology* 73: 579–592.
- Martin, T. E., J. Scott y C. Menge. 2000. Nest predation increases with parental activity: separating nest site and parental activity. *Proceedings of the Royal Society B* 267: 2287–2293.
- Marzluff, J. M. y R. P. Balda. 1992. *The Pinyon Jay: behavioral ecology of a colonial and cooperative corvid*. Academic Press, San Diego, California, Estados Unidos de América.
- Marzluff, J. M., M. G. Raphael y R. Sallabanks. 2000. Understanding the effects of forest management on avian species. *Wildlife Society Bulletin* 28: 1132–1143.
- Mayfield, H. 1975. Suggestions for calculating nest success. *Wilson Bulletin* 87: 456–466.
- Mermoz, M. E. y J. C. Rebores. 1998. Nesting success in Brown-and-yellow Marshbirds: effects of timing, nest site and brood parasitism. *Auk* 115: 871–878.

- Mezquida, E. T. y L. Marone. 2001a. Factors affecting nesting success of a bird assembly in the central Monte Desert, Argentina. *Journal of Avian Biology* 32: 287–296.
- Mezquida, E. T y L. Marone. 2001b. Microhabitat structure and avian nest predation risk in an open Argentinean woodland: an experimental study. *Acta Oecologica* 23: 313–320.
- Misenhelter, M. D. y J. T. Rotenberry. 2000. Choices and consequences of habitat occupancy and nest site selection in Sage Sparrows. *Ecology* 81: 2892–2901.
- Montgomerie, R. D. y P. J. Weatherhead. 1988. Risks and rewards of nest defense by parent birds. *Quarterly Review of Biology* 63: 167–187.
- Moreno, J., S. Merino, R. A. Vásquez y J. J. Armesto. 2005. Breeding biology of the Thorn-tailed Rayadito (Furnariidae) in south-temperate rainforests of Chile. *Condor* 107: 69–77.
- Murphy, M. T. 1983. Nest success and nesting habits of Eastern Kingbirds and other flycatchers. *Condor* 85: 208–219.
- Newton, I. 1998. Population limitation in birds. Academic Press, Londres, Inglaterra.
- Nilsson, J. A. 1994. Energetic bottle-necks during breeding and the reproductive cost of being too early. *Journal of Animal Ecology* 63: 200–208.
- Nolan Jr., V. 1978. The ecology and behavior of the Prairie Warbler *Dendroica discolor*. Ornithological Monograph 26. Washington, D. C. Estados Unidos de América.
- Nur, N., A. L. Holmes y G. R. Geupel. 2004. Use of survival time analysis to analyze nesting success in birds: an example using Loggerhead Shrikes. *Condor*. 106: 457–471.
- Perrins, C. M. 1970. The timing of birds breeding seasons. *Ibis* 112: 242–255.
- Proctor, H. y I. Owens. 2000. Mites and birds: diversity, parasitism and coevolution. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 358–364.
- Rangel-Salazar, J. L., K. Martin, P. Marshal y R. Elner. 2008. Influence of habitat variation, nest-site selection and parental behavior on breeding success of Ruddy-capped Nightingale Thrushes (*Catharus frantzii*) in Chiapas, Mexico. *Auk* 125: 358–367.

- Ricklefs, R. E. 1969. An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contribution in Zoology* 9: 1–48.
- Robinson, S. K., F. R. Thompson III, T. E. Donovan, D. R. Whitehead y J. Faaborg. 1995. Regional forest fragmentation and the nesting success of migratory birds. *Science* 267: 1987–1990.
- Robinson, W. D., T. R. Robinson, S. K. Robinson y J. D. Brawn. 2000. Nesting success of understory forest birds in central Panama. *Journal of Avian Biology* 31: 151–164.
- Rotella, J. J. 2007. Modeling nest-survival data: recent improvements and future directions. *Studies in Avian Biology* 34: 145–148.
- Rotella, J. J., S. J. Dinsmore y T. L. Shaffer. 2004. Modeling nest-survival data: A comparison of recently developed methods that can be implemented in MARK and SAS. *Animal Biodiversity and Conservation* 27: 187–205.
- Ryder, T. B., R. Duraes, W. P. Tori, J. R. Hidalgo, B. A. Loiselle y J. G. Blake. 2008. Nest survival for two species of manakins (Pipridae) in lowland Ecuador. *Journal of Avian Biology* 39: 355–358.
- Sæther, B. E. y O. Bakke. 2000. Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology* 81: 642–653.
- Sargent, S. 1993. Nesting biology of the Yellow-throated Euphonia: large clutch size in a Neotropical frugivore. *Wilson Bulletin* 105: 285–300.
- Schaub, R., R. L. Mumme y G. E. Woolfenden. 1992. Predation on the eggs and nestlings of Florida Scrub Jays. *Auk* 109: 585–593.
- Shaffer, T. L. 2004. A unified approach to analyzing nest success. *Auk* 121: 526–540.
- Skutch, A. F. 1949. Do tropical birds rear as many young as they can nourish? *Ibis* 91: 430–455.
- Skutch, A. F. 1985. Clutch size, nesting success, and predation on nests of Neotropical birds, reviewed. *Ornithological Monographs* 36: 575–594.
- Stephens, S. E., D. N. Koons, J. J. Rotella y D. W. Willeya. 2003. Effects of habitat fragmentation on avian nesting success: a review of the evidence at multiple spatial scales. *Biological Conservation* 115: 101–110.
- Stutchbury, B. J. M. y E. S. Morton. 2001. *Behavioral ecology of tropical birds*. Academic Press, San Diego, Estados Unidos de América.

- Weidinger, K. 2002. Interactive effects of concealment, parental behaviour and predators on the survival of open passerine nests. *Journal of Animal Ecology* 71: 424–437.
- Verhulst, S., J. H. VanBalen y J. M. Timbergen. 1995. Seasonal decline in reproductive success of the Great Tit: variation time or quality? *Ecology* 76: 2392–2403.
- White, G. C. y K. P. Burnham. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46: 120–138.
- Winter, M., D. H. Johnson y J. A. Shaffer. 2005. Variability in vegetation effects on density and nesting success of grassland birds. *Journal of Wildlife Management* 69: 185–197.
- Wiktander, U., O. Olsson y S. G. Nilsson. 2001. Age and reproduction in Lesser Spotted Woodpeckers (*Dendrocopos minor*). *Auk* 118: 624–635.
- Zimmerman, J. L. 1984. Nest predation and its relationship to habitat and nest density in Dickcissels. *Condor* 86: 68–72.

CAPÍTULO 8

DISCUSIÓN GENERAL Y CONSIDERACIONES FINALES

El desarrollo de esta investigación fue principalmente motivado por la falta de información sobre la biología reproductiva del Cardenal Común, especie típica de los Talaes bonaerenses que registra altos índices de comercialización como ave de jaula en Sudamérica. El objetivo general de esta tesis fue determinar los principales parámetros reproductivos de una población de cardenales residente de los Talaes del noreste de la provincia de Buenos Aires y analizar el efecto de las características del ambiente sobre su éxito reproductivo. A partir de esta información será posible desarrollar planes de manejo y conservación de la especie en el caso que sus poblaciones comiencen a declinar como resultado de la captura y/o la retracción de su hábitat natural.

El estudio incluyó el seguimiento de más de 450 nidos durante cinco temporadas reproductivas consecutivas y la realización de experimentos. Se encontró que los cardenales sólo utilizaron especies arbóreas nativas para construir sus nidos dentro del Talar (principalmente Talas y Coronillos). En la selección de los árboles-nido se observó que tuvieron una preferencia por Talas en comparación con los Coronillos y otras especies nativas presentes. Los árboles seleccionados para nidificar fueron de mayor tamaño y con mayor cobertura arbórea en los alrededores del nido en relación a lo disponible en el ambiente, lo que indicaría que la estructura y el estado de conservación del bosque pueden determinar la calidad del sitio de nidificación.

Los Talaes del norte de la provincia de Buenos Aires atraviesan en la actualidad serios problemas de conservación (Arturi y Goya 2004) que han llevado a su fragmentación y eliminación de gran parte de su superficie. Considerando que estos bosques se encuentran en un proceso de regeneración por rebrote y con alta proporción de árboles jóvenes (Arturi y Goya 2004), la conservación de áreas dentro del bosque

con árboles maduros y alta cobertura de vegetación arbórea aseguraría la disponibilidad de los sitios seleccionados por el cardenal para su nidificación.

Las variaciones temporales en la frecuencia de uso de los árboles-nido y de la posición de los nidos dentro de la copa parecen responder a las variaciones en la densidad de follaje propias de estos árboles a lo largo de la temporada reproductiva. La ventaja de ocultar el nido de potenciales depredadores y/o de protegerlo de condiciones climáticas adversas habría resultado en que los cardenales utilizan una mayor proporción de Coronillos (con follaje más denso) en el inicio de la temporada.

Los cardenales tienen una temporada reproductiva extensa (aproximadamente cinco meses), entre cuatro y cinco intentos reproductivos por temporada, tamaño modal de puesta de tres huevos, período de incubación de 12 días y período de permanencia de los pichones en el nido de 14 días. Esta información apoya ampliamente la hipótesis de asociación entre largas temporadas reproductivas, reducidos tamaños de puesta y varios intentos por temporada que caracteriza las historias de vida de las aves del hemisferio sur en comparación con las aves de regiones templadas del hemisferio norte (Martin 1996). Llamativamente, varias parejas iniciaron un nuevo intento de nidificación (puesta del primer huevo) sólo 6-8 días después del fracaso del nido anterior. Otro aspecto que suele asociarse a las historias de vida de las aves tropicales y subtropicales de Sudamérica es el extenso periodo de incubación (14-16 días, ver Auer y col. 2007, Martin y Schwabl 2008) y cuidado de los pichones en el nido (14-15 días, ver Russell y col. 2004) en comparación con las aves del hemisferio norte. Según Martin (1996), estas estrategias en la reproducción de las aves del hemisferio sur responden a una disminución en el esfuerzo reproductivo de cada pareja que aumenta la supervivencia de los progenitores. Sin embargo, en los cardenales los períodos de incubación y permanencia de los pichones en el nido fueron de 12 y 14 días, respectivamente, apoyando sólo en parte la hipótesis sobre las historias de vidas de aves de ambos hemisferios (periodo de incubación similar al de las aves del hemisferio norte y permanencia de los pichones en el nido similar al de las aves del hemisferio sur).

Los cardenales redujeron el tamaño de puesta a lo largo de la temporada reproductiva, pasando de tener puestas de 3-4 huevos en el inicio a puestas de 2-3 huevos hacia el final de la temporada, pero el tamaño de los huevos no varió a lo largo de la temporada. No se encontró sustento en estos datos para afirmar que la reducción del tamaño de puesta respondió a una disminución en la disponibilidad de alimento (i.e., los pichones tuvieron mejores tasas de crecimiento hacia el final de la temporada). La

hipótesis de que el desgaste energético de una hembra tras sucesivos intentos reproductivos resulta en la reducción del tamaño de puesta hacia el final de la temporada sería consistente con los resultados de esta tesis (i.e., las parejas que realizaron más de tres intentos en la misma temporada redujeron el tamaño de puesta hacia el final de la temporada reproductiva).

La reducción de nidada en el estadio de pichones fue más frecuente en los nidos en los que eclosionaron 3-4 pichones en comparación con los nidos donde eclosionaron 1-2 pichones. En general, la reducción se produjo por la muerte del pichón que eclosionó en tercer y/o cuarto lugar, debido probablemente a las desventajas de tamaño de estos pichones producto de la asincronía en la eclosión. En el mismo sentido, la masa corporal asintótica de los pichones al abandonar el nido fue menor en los nidos con 3-4 pichones en relación a los nidos con 1-2 pichones. Las mejores condiciones corporales en los pichones de nidadas pequeñas podrían ser el resultado de una mayor frecuencia *per capita* en la entrega de alimentos. Debido a que no se monitoreó a los juveniles durante los primeros meses de vida, no fue posible determinar si estas mejores condiciones corporales individuales estuvieron asociadas a una mayor supervivencia luego de abandonar el nido.

El parasitismo de *Philornis seguyi* tuvo un efecto letal (menor supervivencia de pichones) y subletal (menor tasa de crecimiento de los pichones que sobrevivieron). Si bien los cardenales comenzaron a reproducirse en octubre, los primeros registros de ectoparasitismo ocurrieron en enero y febrero. Este retraso temporal en la aparición de nidos infestados con larvas de *Philornis* podría deberse a que este estudio se realizó cerca del límite sur de distribución del parásito, donde las menores temperaturas ambientales en el inicio de la temporada podrían posponer la eclosión de las pupas. La supervivencia del pichón estuvo asociada positivamente con su edad al momento de la infestación sugiriendo que ciertos cambios en el tegumento de los pichones a partir del quinto-sexto día de edad (i.e., la aparición de las plumas) podrían dificultar el ingreso de las larvas. Llamativamente, no se encontró una asociación entre la supervivencia de los pichones y la intensidad de parasitismo, probablemente debido a los relativamente bajos valores de intensidad que se registraron en el sitio de estudio. Los nidos ubicados sobre el cordón de bosque fueron más parasitados que los nidos encontrados en los pequeños parches aislados indicando que las áreas abiertas de pastizal que separan los parches aislados del cordón boscoso podrían representar una barrera en la dispersión de las moscas adultas.

La frecuencia de parasitismo de cría del Tordo Renegrido sobre los nidos de cardenal fue relativamente baja (6,9%) y disminuyó conforme avanzó la temporada reproductiva. Los nidos más ocultos tuvieron mayores frecuencias de parasitismo que los nidos menos ocultos. Los cardenales no defendieron activamente el nido frente al modelo parásito, pero rechazaron de manera muy efectiva a los huevos parásitos. La frecuencia de remoción de los huevos parásitos fue muy alta (97-100%) y no varió entre huevos parásitos naturales o artificiales. Tampoco varió la frecuencia de rechazo según el morfo de coloración de los huevos parásitos, convirtiéndose el Cardenal Común en el primer hospedador bien documentado que rechaza huevos manchados de Tordo Renegrido. Los cardenales rechazaron los huevos parásitos rompiéndolos con el pico y luego removiéndolos del nido (remoción por picadura), proceso que tradicionalmente se considera asociado a costos de rotura de huevos del hospedador (Rothstein 1982, Davies y Brooke 1988, Davies y Brooke 1989, Davies y col. 1996). Sin embargo, tanto en los experimentos con huevos naturales como con huevos artificiales de yeso, el costo de este tipo de rechazo en cardenales fue prácticamente cero.

A partir de estos resultados surgieron dos preguntas: 1) ¿Por qué una especie tan poco parasitada mantiene altas tasas de rechazo? y 2) ¿Por qué el Tordo Renegrido sigue parasitando (aún en una baja frecuencia) una especie que rechaza sus huevos? La respuesta a la primera pregunta podría ser el bajo costo de este tipo de rechazo y los eventuales costos de aceptar el huevo parásito (menor éxito de eclosión y supervivencia de sus pichones). En relación a la segunda pregunta se podría especular con que una baja disponibilidad temporal de hospedadores apropiados llevaría a las hembras a parasitar hospedadores poco frecuentes. Por otro lado, algunas hembras parásitas erróneamente reconocerían al cardenal como un hospedador apropiado y fácilmente lograrían parasitar sus nidos por la ausencia de una defensa activa del mismo.

La probabilidad de supervivencia de los nidos de cardenal durante el ciclo reproductivo fue de 0,14 (0,35 en puesta/incubación y 0,39 en el estadio de pichones). Este valor es similar o levemente inferior a los encontrados en regiones templadas de Chile y Argentina (~18%, ver Discusión en Capítulo 7). Contrariamente a la hipótesis de Skutch (1949), que postula que la supervivencia de los nidos disminuye a lo largo del ciclo reproductivo debido principalmente a la mayor detectabilidad del nido ante depredadores por la mayor frecuencia en las visitas de los adultos para alimentar a los pichones, los resultados de esta investigación indican que los nidos con pichones de mayor edad tuvieron mayores tasas de supervivencia. Esto podría deberse, en parte, a

una pérdida temprana de los nidos más expuestos o a que los nidos más avanzados en el ciclo reproductivo tienen mayor vigilancia y defensa por parte de los padres. Durante el estadio de huevos, los nidos más tempranos en la temporada tuvieron mayores tasas de supervivencia que los tardíos, coincidiendo con la mayoría de los patrones de supervivencia de nidos (Perrins 1970, Nur y col. 2004). Esta disminución podría deberse a cambios en la densidad de depredadores de huevos a lo largo de la temporada o a que las parejas exitosas dejarían de reproducirse más tempranamente que las parejas no exitosas.

Los nidos en estadio de huevos ubicados sobre los parches aislados de bosque tuvieron mayor probabilidad de supervivencia que los nidos ubicados sobre el cordón de bosque paralelo al río. Contrariamente a lo esperado (Chalfoun y col. 2002, Stephens y col. 2003), la extrema fragmentación del hábitat observada en estos parches favoreció la supervivencia de estos nidos. Es probable que sobre el cordón transiten mayor cantidad y variedad de depredadores terrestres de huevos y que las áreas abiertas de pastizal que separan a los parches aislados signifiquen un obstáculo para acceder a los nidos. Contrariamente, los depredadores de huevos aéreos dispersan con facilidad en cualquiera de los sitios, pero la activa defensa del nido de los cardenales podría resultar efectiva ante estos depredadores. En general, los nidos ubicados en sectores del bosque con mayor cobertura arbórea tuvieron mayores tasas de supervivencia, indicando que la mayor cobertura oculta y protege a los nidos frente a potenciales depredadores.

Los cardenales seleccionaron para nidificar al Tala, cuando la supervivencia de los nidos en esta especie fue menor que en los Coronillos. En este caso en particular, la preferencia por una especie arbórea que no ofrece mejor supervivencia podría explicarse simplemente por ciertas facilidades en la construcción del nido entre sus ramas (Mezquida y Marone 2001a, b) y no por un incremento en la supervivencia (Martin y Li 1992). Por otro lado, la selección de sitios de nidificación con mayor cobertura de vegetación en el entorno sí coincidió con los resultados del análisis de supervivencia, indicando que esta elección podría llevarlos a maximizar sus posibilidades de éxito.

En general, los bosques tropicales y subtropicales en Sudamérica se encuentran en un progresivo proceso de alteración y destrucción (Dinerstein y col. 1995, FAO 2007, Díaz-Gallego y Mas-Causel 2009). Particularmente los Talaes atraviesan una situación crítica de conservación debido principalmente a la fragmentación y eliminación progresiva de sus bosques (Arturi y Goya 2004, Haene 2006). Los cardenales hicieron un uso selectivo del bosque en la temporada reproductiva, utilizando

exclusivamente especies nativas y sectores del bosque con árboles maduros y con abundante cobertura arbórea en los alrededores. La fragmentación del bosque a pequeña escala, lejos de perjudicar las probabilidades de éxito de los nidos, parece favorecerlos, indicando que es una especie que se adapta a las modificaciones ambientales impuestas por el hombre. Sin embargo, nuevos estudios deberían llevarse a cabo para investigar si el tamaño de estos parches y/o la cercanía al cordón de bosque paralelo al río influyen en la reproducción de estas aves, ya que en los fragmentos de bosque más continentales no hay cardenales nidificando durante el verano (L. Segura, datos no presentados).

La información recopilada en esta tesis caracteriza de forma exhaustiva los principales parámetros reproductivos de una población de cardenales que habita bosques nativos del centro-sur de Argentina. Se aporta información inédita sobre la selección del sitio de nidificación dentro del Talar y la supervivencia de los nidos en relación a las características del bosque. También se aporta información sobre los principales factores que afectan la reproducción de estas aves (momento de la temporada, edad del nido dentro del ciclo reproductivo, parasitismo de *Philornis seguyi* y parasitismo de cría del Tordo Renegrado).

Los resultados de esta investigación ofrecen información confiable sobre la biología reproductiva de esta especie que servirán como base para futuros planes de manejo y conservación de esta especie, aunque otros estudios complementarios deberían llevarse a cabo para terminar de comprender la dinámica de estas poblaciones, como las estrategias de dispersión y supervivencia post-reproductivas de los juveniles, sitios de forrajeo invernales, efecto de la fragmentación del bosque a mayor escala o uso de ambientes urbanos como sitios de nidificación.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Arturi, M. F. y J. F. Goya. 2004. Estructura, dinámica y manejo de los talaes del NE de Buenos Aires. En Arturi, M. F., J. L. Frangi y J. F. Goya (eds.). Ecología y manejo de los bosques de Argentina. Editorial de la Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.
- Auer, S. K., R. D. Bassar, J. J. Fontaine y T. E. Martin. 2007. Breeding biology of songbirds in a subtropical montane forest in northwestern Argentina. Condor 109: 321–333.

- Chalfoun A. D., M. J. Ratnaswamy y F. R. Thompson III. 2002. Songbird nest predators in forest-pasture and forest interior in a fragmented landscape. *Ecological Applications* 12: 858–867.
- Davies, N. B. y M. L. Brooke. 1988. Cuckoos versus Reed Warblers: adaptations and counteradaptations. *Animal Behaviour* 36: 262–284.
- Davies, N. B. y M. L. Brooke. 1989. An experimental study of co-evolution between the cuckoo, *Cuculus canorus*, and its hosts. I. Host egg discrimination. *Journal of Animal Ecology* 58: 207–224.
- Davies, N. B., M. L. Brooke y A. Kacelnik. 1996. Recognition errors and probability of parasitism determine whether reed warblers should accept or reject mimetic cuckoo eggs. *Proceedings of the Royal Society B* 263: 925–931.
- Díaz-Gallegos, J. R. y J. F. Mas-Causel. 2009. La deforestación de los bosques neotropicales: una revisión. *Mapping* 136: 83–96.
- Dinerstein, E., D. M. Olson, D. J. Graham, A. L. Webster, S. A. Primm, M. P. Bookbinder y G. Ledec. 1995. A conservation assessment of the terrestrial ecoregions of Latin America and the Caribbean. The World Wildlife Fund, The World Bank, Washington D. C. Estados Unidos de América.
- FAO-Food and Agriculture Organization. 2007. Situación de los bosques del mundo. Disponible online en <http://www.fao.org> Acceso 21 de septiembre de 2010.
- Haene, E. 2006. Caracterización y conservación del talar bonaerense. En Mérida, E. y J. Athor (eds.). *Talares bonaerenses y su conservación*. Fundación de Historia Natural Félix de Azara. Buenos Aires, Argentina.
- Martin, T. E. 1996. Life history evolution in tropical and south temperate birds: what do we really know? *Journal of Avian Biology* 27: 263–272.
- Martin, T. E. y P. Li. 1992. Life history traits of open vs. cavity-nesting birds. *Ecology* 73: 579–592.
- Martin, T. E. y H. Schwabl. 2008. Variation in maternal effects and embryonic development rates among passerine species. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 363: 1663–1674.
- Mezquida, E. T y L. Marone. 2001a. Microhabitat structure and avian nest predation risk in an open Argentinean woodland: an experimental study. *Acta Oecologica* 23: 313–320.

- Mezquida, E. T. y L. Marone. 2001b. Factors affecting nesting success of a bird assembly in the central Monte Desert, Argentina. *Journal of Avian Biology* 32: 287–296.
- Nur, N., A. L. Holmes y G. R. Geupel. 2004. Use of survival time analysis to analyze nesting success in birds: an example using Loggerhead Shrikes. *Condor* 106: 457–471.
- Perrins, C. M. 1970. The timing of birds breeding seasons. *Ibis* 112: 242–255.
- Rothstein, S. I. 1982. Mechanisms of avian egg recognition: Which egg parameters elicit responses by rejecter species? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 11: 229–239.
- Russell, E. M., Y. Yom-Tov y E. Geffen. 2004. Extended parental care and delayed dispersal: northern, tropical and southern passerines compared. *Behavioral Ecology* 15: 831–838.
- Skutch, A. F. 1949. Do tropical birds rear as many young as they can nourish? *Ibis* 91: 430–455.
- Stephens, S. E., D. N. Koons, J. J. Rotella y D. W. Willeya. 2003. Effects of habitat fragmentation on avian nesting success: a review of the evidence at multiple spatial scales. *Biological Conservation* 115: 101–110.